UNTERSUCHUNGEN ZUR SYSTEMATIK DER GATTUNG DACRYMYCES NEES PER FR. (BASIDIOMYCETES)

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
GABRIELE GÖTTEL
aus Kaiserslautern

1983

C 2 2 4

UNTERSUCHUNGEN ZUR SYSTEMATIK DER GATTUNG DACRYMYCES NEES PER FR. (BASIDIOMYCETES)

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

Gabriele Göttel

aus Kaiserslautern

1983

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Mai 1983

Dekan:	Prof. Dr. K.P. Hadeler
1. Berichterstatter:	Prof. Dr. F. Oberwinkler
2. Berichterstatter:	Prof. Dr. R. Agerer

Die vorliegende Arbeit wurde unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler am Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik; der Universität Tübingen angefertigt.

Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler danke ich für die Überlassung des Themas, für seine ständige Diskussionsbereitschaft und für viele Anregungen.

Die Friedrich-Ebert-Stiftung, Bonn, unterstützte die Arbeit durch ein großzügiges Stipendium. Dafür sei ihr herzlich gedankt.

Herrn B.Metzler möchte ich für seine Einführung in die Transmissionselektronenmikroskopie danken, sowie Herrn Dr. G.Kost für zahlreiche Ratschläge und Hilfen. Frau Thumm, die die photographischen Arbeiten mit viel Sorgfalt und Geduld ausführte, danke ich ebenfalls.

Natürlich System,
ein widersprechender Ausdruck.
Die Natur hat kein System,
sie hat, sie ist Leben und Folge
aus einem unbekannten Zentrum,
zu einer nicht erkennbaren Grenze.
Naturbetrachtung ist daher endlos,
man mag ins einzelnste teilend verfahren,
oder im ganzen, nach Breite und Höhe,
die Spur verfolgen.

GOETHE

Morphologische Schriften

INHALTSVERZEICHNIS

		Seite
1.	EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG	1
2.	MATERIAL UND METHODEN	7
2.1	Material	7
2.2	Lichtmikroskopie	7
2.3	Transmissionselektronenmikroskopie	8
2.4	Kulturen und Medien	9
3.	ALLGEMEINE MERKMALE DER DACRYMYCES-ARTEN	10
3.1	Der Septenporus-Typ	10
3.2	Der Ontogeniezyklus von Dacrymyces stillatus	20
3.2.1	Der Hauptzyklus	20
3.2.2	Der Nebenzyklus	23
3.3	Keimungsverhalten und Kulturen	26
3.3.1	Das Keimen der Basidiosporen	26
3.3.2	Das Keimen der Mikrokonidien	28
3.3.3	Die Ultrastruktur der Keimungstypen	30
3.3.4	Zelldifferenzierungen in den Kulturen	31
3.4	Wandstrukturen	36
3.4.1	Die verdickten Sporenwände von Dacrymyces stillatus	36
3.4.2	Wandstrukturen von Hyphen	40
3.5	Farbstoffe	44

		Seite
3.6	Mycoparasiten in Dacrymyces	48
3.6.1	Chytridiomyceten	48
3.6.2	Heterobasidiomyceten	57
3.7	Ökologische Verhältnisse	65
4.	SPEZIELLE MERKMALE DER DACRYMCES-ARTEN	68
4.1	Dacrymyces stillatus	69
4.2	Dacrymyces minor	108
4.3	Dacrymyces capitatus	120
4.4	Dacrymyces estonicus	130
4.5	Dacrymyces palmatus	148
4.6	Dacrymyces variisporus	159
4.7	Dacrymyces macnabbii	171
4.8	Dacrymyces tortus	187
4.9	Dacrymyces enatus	203
4.10	Dacrymyces confluens	212
4.11	Dacrymyces ovisporus	221
5.	DISKUSSION	239
6.	BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL FÜR DIE EINHEIMISCHEN DACRYMYCES-ARTEN	266
7.	ZUSAMMENFASSUNG	268
8.	LISTE DER UNTERSUCHTEN ARTEN	270
9.	LITERATURVERZEICHNIS	275

Im Text werden folgende Abkürzungen verwendet:

GA - Glutaraldehyd

TEM - Transmissionselektronenmikroskop

Ø - Durchmesser

ER - Endoplasmatisches Retikulum

GG - Herbarium G.Göttel, Tübingen

FO - Herbarium F.Oberwinkler, Tübingen

1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Die Dacrymycetales mit der einzigen Familie der Dacrymycetaceae stellen eine durch folgende Punkte gut charakterisierbare Ordnung dar (nach OBERWINKLER, unveröffentlicht):

- Stimmgabelbasidie
- Morphologie und Keimung der Basidiosporen
- Septenporus-Typ
- Pigmentation der Fruchtkörper
- gelatinöse Fruchtkörper
- saprophytische Lebensweise.

Während die Familie also sehr gut abzugrenzen ist, sind innerhalb der Verwandtschaft nur sehr schwer Grenzen zu ziehen. Auffällig ist die Abfolge der Fruchtkörperbaupläne von corticioiden Vertretern wie Cerinomyces über die pusteligen Dacrymyces-Arten zu gestielt-becherigen Guepiniopsis- und Heterotextus-Vertretern und schließlich zu den clavarioiden Fruchtkörpern von Calocera. Bis heute ist der Fruchtkörpertyp fast ausschließlich Grundlage der Gattungsabgrenzungen. Mikroskopische Merkmale verbinden die Gattungen mehr als sie diese durch deutliche Unterschiede trennen könnten. Die Übergänge sind fließend und Grenzen daher oft willkürlich. Die Gattungskonzepte der Dacrymycetales sind zu einem großen Teil unbefriedigend.

Dies liegt jedoch nicht nur an der engen Verwandtschaft dieser Vertreter. Vielmehr wurden in den bisher vorliegenden Arbeiten die Merkmale der Fruchtkörper nicht vollständig berücksichtigt.

Da die meist recht kleinen Fruchtkörper der Dacrymyceten nur eine begrenzte Anzahl von Merkmalen bieten, müssen diese voll ausgeschöpft werden.

In der Entwicklung des Gattungskonzeptes von Dacrymyces spiegelt sich auch das Erkennen von Merkmalen und deren Bedeutung wider. BREFELD (1888), der die Familie der Dacrymycetaceae begründet, trennt seine vier Gattungen allein aufgrund des Merkmales der Hymeniumsausdehnung. Bei Dacrymyces soll es die gesamte Oberfläche der Fruchtkörper einnehmen. COKER (1920) entdeckt, daß das Hymenium nur die substratabgewandte Seite der Fruchtkörper einnimmt. Nach der Arbeit von MARTIN und FISHER (1933), die eine Vielzahl neuer Dacrymyceten-Gattungen einführten, bleibt die Ausdehnung des Hymeniums weiterhin ein wichtiges Merkmal der Charakterisierung von Dacrymyces. NEUHOFF (1936) erkennt, daß die Gattungen aufgrund mikroskopischer Merkmale durch viele Übergänge lückenlos miteinander zu verbinden sind. Er trennt die Dacrymycetaceae daher nur in zwei Gattungen: Calocera ist durch den clavarioiden Fruchtkörperbauplan gekennzeichnet; alle anderen Formen werden in der Gattung Dacrymyces zusammengefaßt. NEUHOFF vertritt damit das umfassendste Gattungskonzept, das allerdings in späteren Arbeiten nicht berücksichtigt wird. Von BRASFIELD (1938a) wurde Dacrymyces wieder in der von BREFELD (1888) begründeten und von COKER (1920) verbesserten Fassung interpretiert. Zusätzlich erwähnt er aber noch die homogene Hyphenstruktur und die nur wenig differenzierten sterilen Zellen. Mit dieser Merkmalskombination ist das Gattungskonzept von Dacrymyces im Wesentlichen abgeschlossen; es wurde auch von

KENNEDY (1958) und REID (1974) übernommen.

Die Trennung der Gattung in zwei Sektionen durch KOBAYASI (1939) wurde auch von McNABB (1973) akzeptiert. Die Sektion Eudacrymyces erfaßt alle Arten im Sinne von BRASFIELD (1938a), während die Arten der Sektion Turbinaster bereits deutliche Hinweise auf die benachbarten Gattungen Guepiniopsis und Heterotextus liefern. Die Arbeit von McNABB (1973), der weltweit die Arten der Gattung Dacrymyces erfaßte, brachte für das Gattungskonzept nur wenige neue Impulse. Auch der letzte Bearbeiter der Dacrymycetales (REID, 1974) konnte nur feststellen, daß die Gattungsgrenzen nicht scharf definiert sind. Nach KENNEDY (1958b), McNABB (1973) und REID (1974) wird Dacrymyces auf eine negative Art und Weise definiert: alles was nicht zu anderen, besser definierten Gattungen gehört, wird zu Dacrymyces gestellt. Ein derartiges Gattungskonzept kann jedoch nicht befriedigend sein.

Neben den erwähnten, relativ wenigen Arbeiten, die sich mit systematischen Gesichtspunkten befassen, gibt es eine Vielzahl regionaler Auflistungen der Dacrymyceten (Tabelle 1).

Die in Mitteleuropa vorkommenden Arten wurden zuletzt von DONK (1966) und im Rahmen seiner weltweiten Bearbeitung von McNABB (1973) erfaßt.

Tabelle 1: Arbeiten mit einer regionalen Erfassung der Dacrymycetales

Europa	BOURDOT und GALZIN, 1909	(Frankreich)
	BREFELD, 1888	(Deutschland)
	DONK, 1966	(Europa)
	ERIKSSON, 1958	(Schweden)
	KARSTEN, 1882	(Nordeuropa)
	LAURILA, 1939	(Finnland)
	LOSA ESPANA, 1941	(Spanien)
	LOWY, 1960	(Finnland)
	NEUHOFF, 1923, 1934, 1936	(Mitteleuropa, Skandinavien)
	PILAT, 1940	(Osteuropa)
	RAITVIIR, 1967	(Rußland)
	REID, 1974	(Großbritannien)
	TORKELSEN, 1972	(Skandinavien)
	WOJEWODA, 1976, 1977	(Polen)
Amerika	BRASFIELD, 1938a, 1940	
	BURT, 1921	
	COKER, 1920	
	KENNEDY, 1958	
	LOWY, 1954, 1955, 1959	
	MARTIN, 1940, 1944, 1952, 1958	
	MARTIN und HUBER, 1927	
	OLIVE, 1944. 1946a, 1947, u.v.m.	
	RICK, 1924, 1958	
	WEHMEYER, 1935	

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Tropen	BRASFIELD, 1938b
	HOLTERMANN, 1898
	LOWY, 1975
Japan	KOBAYASI, 1939
Welt	McNABB, 1964-1973

Die vorliegende Arbeit verfolgt die nachstehenden Ziele:

- Die mitteleuropäischen Dacrymyces-Arten sollten möglichst vollständig erfaßt werden.
- Es sind für die Gattung charakteristische Merkmale, wie z.B. der Septenporus-Typ oder das Keimungsverhalten von Basidiosporen und Konidien zu untersuchen. Dazu sind ultrastrukturelle Arbeiten sowie Versuche zum Kulturverhalten notwendig.
- Für die lichtmikroskopische Analyse der Arten sollte Frischmaterial verwendet werden, da die bisherigen Befunde vorwiegend auf Untersuchungen getrockneten Materials beruhen. Frischmaterial bietet den Vorteil einer weitgehend naturnahen Beobachtung der Objekte, wie sie bei der Verwendung von Trockenmaterial nicht möglich ist.
- Die Unterscheidungen der Dacrymyces-Arten begründen sich bisher auf wenigen und meist auch noch schlecht untersuchten

Merkmalen. Das Erkennen des Merkmalspektrums der Fruchtkörper ist die Voraussetzung für weitere Überlegungen zur Systematik.

- Die mikroskopischen Arbeiten sollten zu einer Abgrenzung der Arten sowohl untereinander als auch zu anderen Gattungen führen. Die verwandtschaftlichen Beziehungen sind aufzuzeigen.
- Ein neues Gattungskonzept, das sich auf die eingehende Untersuchung der Typus-Art Dacrymyces stillatus stützt, ist zu entwickeln und zur Diskussion zu stellen.

Die notwendige neue Konzeption der Gattungen innerhalb der Dacrymycetales setzt eine genaue Kenntnis der Arten voraus. Mit der vorliegenden vergleichend-morphologischen Bearbeitung der Dacrymyces-Arten kann dazu nur ein Beitrag geliefert werden. Eine taxonomische Neuordnung erscheint erst dann sinnvoll, wenn entsprechende Arbeiten über nah verwandte Gattungen, wie z.B. Guepiniopsis und Heterotextus, vorliegen.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Material

Die untersuchten Dacrymyces-Arten wurden vorwiegend im süddeutschen Raum gesammelt und umgehend bearbeitet. Das Material kann über mehrere Tage in Alufolie eingepackt bei kühleren Raumtemperaturen im Frischzustand verbleiben. Für die Lichtmikroskopie konnte daher überwiegend Frischmaterial verwendet werden. Nur in wenigen Fällen mußte auf luftgetrocknetes Material zurückgegriffen werden.

2.2 Lichtmikroskopie

Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen war es notwendig, Dünnschnitte des Materials von Hand anzufertigen. Dabei wurde ein Stereomikroskop von Willd mit einer maximal 50-fachen Vergrößerung benutzt. Die Schnitte von Frischmaterial wurden in Wasser aufgefangen, während die Schnitte von getrocknetem Material am besten in 3%-iger KOH aufquollen. Für die Bearbeitung der Präparate wurde ein Zeiss Standard WL-Mikroskop verwendet. Schnitte hyaliner oder wenig gefärbter Fruchtkörper konnten im Phasenkontrast beobachtet werden. Stark gefärbte Arten, wie z.B. D.estonicus, behinderten dies durch die starke Strahlung der Ölkörper, so daß auch mit Durchlicht gearbeitet werden mußte.

Die Zeichnungen wurden ohne Zeichenspiegel auf einem Raster von 15 x 15 mm entsprechend 5 x 5 µm bei einer Vergrößerung von 20 x 100 und Ölimmersion angefertigt. Die Bleistiftzeichnungen

wurden mit Tusche auf Transparentpapier übertragen und photographiert.

Die mikroskopischen Messungen erfolgten ebenfalls bei einer Vergrößerung von 20 x 100 mittels eines geeichten Meßokulars. Die Länge der Sporen wurde ohne den Apikulus gemessen, die Breite jeweils an der breitesten Stelle. Bei Basidienmessungen wurden die Sterigmen nicht mit einbezogen.

Die Größe der Fruchtkörper wurde am Stereomikroskop mit einem geeichten Meßokular gemessen.

2.3 Transmissionselektronenmikroskopie

Für die Arbeiten am Transmissionselektronenmikroskop (TEM) wurde Frischmaterial zerkleinert und fixiert. Dabei konnte es sich sowohl um Fruchkörper als auch um Kulturmaterial handeln. Die Präparation wurde wie folgt vorgenommen:

- Vorfixierung mit einer nach SÖRENSEN gepufferten 2,5 %igen Glutaraldehydlösung (RUTHMANN, 1966), bei 4°C.
- Auswaschen mit Puffer, 6 mal, je 10 Minuten.
- Fixierung:
  a. 1 %ige gepufferte OsO_4-Lösung; 120 Minuten bei Raumtemperatur.
  b. 1 %ige $KMnO_4$-Lösung; 30 Minuten bei Raumtemperatur.
- 6maliges Auswaschen mit Aqua bidest; je 10 Minuten.
- Kontrastieren mit 1 %iger Uranylacetatlösung; 60 Minuten bei Raumtemperatur unter Lichtabschluß.
- 3maliges Auswaschen mit Aqua bidest; je 10 Minuten.
- Entwässern über eine Alkoholreihe (unvergällter Alkohol),

jeweils 10 Minuten in der Reihenfolge 50, 70, 85, 95, 100, 100 %.

- Infiltration mit ERL nach SPURR (1969) in drei Stufen, jeweils 30 Minuten. Die letzte Stufe mit reinem ERL wird über Nacht auf die Schüttelmaschine gestellt.
- Polymerisation 16 Stunden bei 70°C.
- Schneiden an einem Reichert Ultramikrotom Um03 mit Glasmessern.
- Nachkontrastierung der Schnitte auf Cu-Netzchen mit Bleicitrat nach REYNOLDS (1963).

Die Schnitte wurden mit einem Zeiss EM 9 S-2 betrachtet und photographiert.

2.4 Kulturen und Medien

Kulturen der Dacrymyces-Arten wurden dadurch gewonnen, daß einzelne Fruchtkörper in den Deckel von Petrischalen geklebt wurden. Gut entwickelte Fruchtkörper sporulierten sehr bald und konnten nach einem Tag wieder entnommen werden. Für Einsporkulturen wurden einzelne Sporen auf neue Petrischalen überführt.

Dacrymyces-Arten sind in der Kulturhaltung anspruchslos und wachsen auf vielen Nährböden. Als gut geeignet erwies sich das folgende Medium (MYP), das für die Kulturen verwendet wurde:

Malt Extract	7 g
Soytone	1,0 g
Yeast Extract	0,5 g
Agar	15,0 g

mit destilliertem Wasser auf 1 l auffüllen.

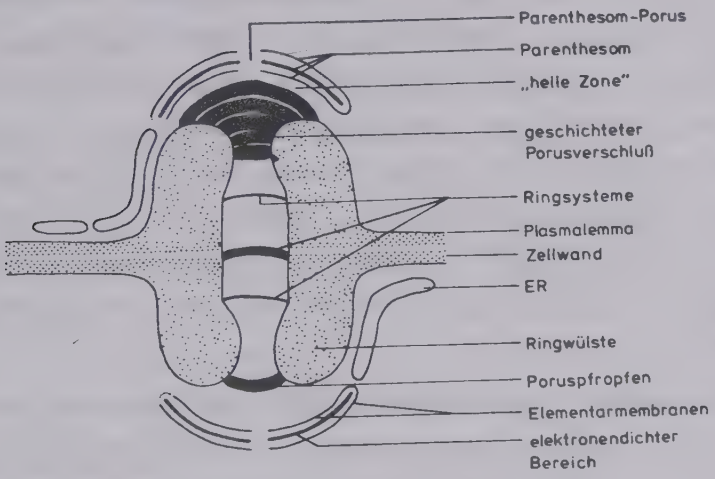
3. ALLGEMEINE MERKMALE DER DACRYMYCES-ARTEN

3.1 Der Septenporus-Typ

Der Septenporus-Typ spielt heute in der Basidiomycetensystematik eine wichtige Rolle (vgl. MOORE, 1978; KHAN und KIMBROUGH, 1982). Vor allem in der heterogenen Gruppe der Heterobasidiomyceten kann der Septenporus-Typ eines der Merkmale sein, die zur Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen führen. Innerhalb der Dacrymycetalen ist der Septenporus einheitlich ausgeprägt und gilt deshalb als eines der Charaktermerkmale der Dacrymycetales (OBERWINKLER, unveröffentlicht).

Aufgrund der transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchung von acht Dacrymyces-Arten kann ein "Ideal-Porus" entworfen werden, wie er in der Abbildung 1 dargestellt ist. Typisch für die Septenporen der Dacrymyceten ist das (nahezu) durchgehende Parenthesom. Es ist nur unterbrochen durch einen einzigen, meist zentral gelegenen Porus (Abb. 2d, Pfeil; Abb. 3c, Pfeile). Nach FLEGLER et al. (1976) ist dieser Parenthesom-Porus nur für das Hymenium von Fruchtkörpern charakteristisch, während im vegetativen Mycel das Parenthesom durchgehend sei. Parenthesom-Poren sind jedoch bei Dacrymyces-Arten nicht nur auf das Hymenium beschränkt, sondern auch in anamorphen Fruchtkörpern von Dacrymyces stillatus zu finden. Das Parenthesom ist deutlich aus drei Schichten aufgebaut (Abb. 2a, obere Pfeile).

Abb. 1: Schema des Septenporus-Types der Dacrymyces-Arten



Zwischen zwei Elementarmembranen liegt eine etwas breitere, elektronendichtere Schicht. Der Rand des Parenthesoms zeigt oft eine Fortsetzung in zellwandnahes ER (Abb. 3d, Pfeil). Unterhalb des Parenthesoms ist häufig eine elektronendurchlässige, d.h. helle Schicht zu finden, die anscheinend frei von Zellorganellen ist (Abb. 2a,c,d; Abb. 3a,b,d; vgl. MOORE,1978). Diese helle Zone kann unterschiedlich breit ausgebildet sein.

Das Parenthesom konnte in der oben beschriebenen Form bei allen untersuchten Dacrymyces-Arten gefunden werden, wobei weder Unterschiede zwischen den Arten noch zwischen Kulturen und Fruchtkörpern zu finden waren. Auffällig ist jedoch das Fehlen des Parenthesoms an Septen in Sporen von Dacrymyces stillatus (Abb. 2b)..Daß es sich dabei nicht um eine Jugendform des Porus han-

delt, kann durch das Fehlen des Parenthesoms auch in älteren, d.h. dickwandigen Sporen nachgewiesen werden. Die Ringwülste der Septen sind entsprechend den von Mycel-Septen ausgebildet, auch wenn die Wülste homogener und dunkler erscheinen. Die unterschiedliche Ausbildung der Poren innerhalb einer Art ist bisher nicht bekannt. Es ist zu untersuchen, ob die Septen der Sporen anderer Dacrymyces-Arten ebenfalls den parenthesomlosen Bau zeigen. Eine Interpretation des Befundes scheint schwierig und sollte erst nach weiteren Untersuchungen vorgenommen werden.

Der Ringwulst des dacrymycetalen Septenporus-Typ ist durch hellere und dunklere Bereiche geadert. Bei $KMnO_4$-Fixierung werden die Membranen besonders gut hervorgehoben, während die Ringwülste sonst fast homogen abgebildet werden (Abb. 2e).

In der Mitte des Porenkanals ist häufig ein dunkleres Band zu finden (Abb. 2a; Abb. 3a,b,c). Weniger deutlich sind zwei weitere, kleinere Bänder an den beiden Seiten des mittleren Bandes zu sehen (Abb. 2c; Abb. 3b). THIELKE (1972) interpretiert diese Bänder als Schließhäute, deren häufiges Fehlen sie auf eine Fixierungslabilität zurückführt. FLEGLER et al.(1976) wiesen diese drei Membranen bei Psilocybe mexicana nach. Nach ihren Untersuchungen handelt es sich dabei jedoch um Ringsysteme, die nur dann deutlich zu sehen waren, wenn der Porenkanal nicht median getroffen wurde. Die beiden äußeren Ringe zeigen nach FLEGLER et al. eine deutliche Beziehung zu einer Einschnürung des Ringwulstes. Die Ringe dienen nach FLEGLER et al. als Ansatzpunkte für Mikrofilamente, die sich über den gesamten Bereich

zwischen den beiden Parenthesomen erstrecken.

Der primär durchlässige Porenkanal kann auf zwei verschiedene Arten verschlossen werden. Im Hymenium werden die Poren durch Auflagerung von Zellwandmaterial auf die Ringwülste abgedichtet. Der Abschluß kann auf beiden Seiten (Abb. 2f, Pfeile) oder nur einseitig (Abb. 3f, oberer Pfeil) erfolgen. Bei derart verschlossenen Poren kann das Parenthesom entgegen seiner ursprünglichen Lage auch ohne Bezug in der Zelle liegen (Abb. 3f, unterer Pfeil). Bei der Abtrennung der Konidien in anamorphen Fruchtkörpern von Dacrymyces stillatus werden die Poren ebenfalls durch Auflagerung von Zellwandmaterial beidseitig verschlossen.

Die zweite und weitaus häufigere Verschlußart der Porenkanäle ist die durch Pfropfen. Zuerst werden kleine Pfropfen an den Außenkanten des Ringwulstes aufgelagert (Abb.2e, Pfeile; Abb. 3b,d). Nach FLEGLER et al. (1976) besitzen diese Porenkanalpfropfen im Hymenium einen Porus, der mit dem Parenthesomporus gekoppelt ist. Der Durchmesser des Porus im Porenkanalpfropfen beträgt jedoch nur etwa 30nm und ist damit kleiner als die Schnittdicke der TEM-Präparate. Der Nachweis derartiger Pfropfen poren ist dementsprechend äußerst schwierig. Durch histochemische Untersuchungen konnte belegt werden, daß der Porenpfropfen Protein enthält (FLEGLER et al.,1976). Neben diesen kleinen Porenpfropfen sind auch größere Verschlüsse zu finden (Abb. 2a, unterer Pfeil; Abb. 2d). Diese großen Pfropfen erscheinen meistens geschichtet. Zwischen diesen Verschlüssen und dem Parenthesom ist die bereits erwähnte helle Zone besonders deutlich ausgeprägt. Der Septenporus-Verschluß durch Pfropfen ist sowohl in

Abbildung 2: Septenporen

a. Dacrymyces stillatus, teleomorpher Fruchtkörper.
Maßstab 0,5 µm; FO 31 768;
obere Pfeile: dreischichtiges Parenthesom;
unterer Pfeil: geschichteter Porenkanalverschluß.

b. Dacrymyces stillatus, Spore; kein Parenthesom !
Maßstab 0,5 µm; GG 639.

c. Dacrymyces minor, Fruchtkörper;
Maßstab 0,5 µm; GG 217.

d. Dacrymyces stillatus, teleomorpher Fruchtkörper;
Maßstab 0,5 µm; GG 562; Pfeil: Parenthesom-Porus.

e. Dacrymyces stillatus, anamorpher Fruchtkörper;
Maßstab 0,5 µm; GG 216; Pfeile: Porenpfropfen.

f. Dacrymyces minor, Fruchtkörper;
Maßstab 0,5 µm; GG 217; Pfeile: Porenverschluß durch Zellwandmaterialauflagerungen.

Fixierung bei a-d, f: GA/OsO_4
e: GA/$KMnO_4$

a
b
c
d
e
f

Abbildung 3: Septenporen

a. Dacrymyces ovisporus, Kultur;
Maßstab 0,25 µm; GG 104.

b. Dacrymyces tortus, Fruchtkörper;
Maßstab 0,25 µm; GG 647.

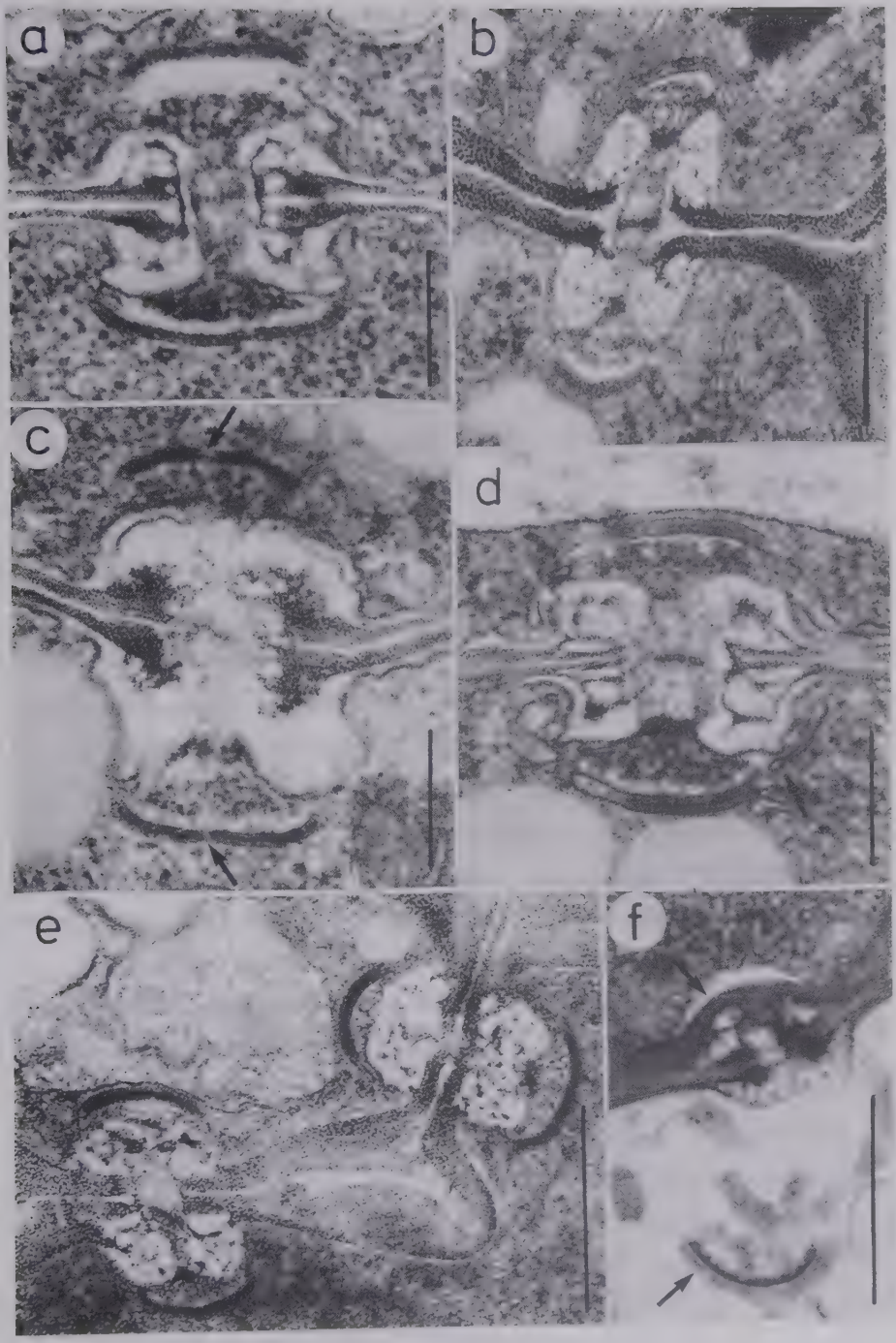
c. Dacrymyces capitatus, Fruchtkörper;
Maßstab 0,25 µm; GG 649;
Pfeile: Parenthesom-Poren.

d. Dacrymyces variisporus, Kultur;
Maßstab 0,25 µm; FO 25 149;
Pfeile: Fortsetzung des Parenthesoms in ER.

e. Dacrymyces tortus, Fruchtkörper;
Maßstab 0,5 µm; GG 652.

f. Dacrymyces minor, Fruchtkörper;
Maßstab 0,5 µm; GG 217;
oberer Pfeil: durch Zellwandmaterialauflagerungen verschlossener Porenteil; unterer Pfeil: Parenthesom.

Fixierung: GA/OsO_4


a
b
c
d
e
f

den Hyphen der Fruchtkörper als auch in denen der Kulturen verbreitet.

Die Grundstruktur des Doliporus, dessen Parenthesom einen zentralen Porus aufweist, ist durchgehend bei allen untersuchten Dacrymyces-Arten. Soweit bekannt, gehören auch die Septenporen aller anderen Dacrymyceten-Gattungen diesem Septen-Typ an. Es muß davon ausgegangen werden, daß der zentrale Porus im Parenthesom auch da vorhanden ist, wo er noch nicht nachgewiesen wurde. KHAN und KIMBROUGH (1982) fanden bei denen von ihnen untersuchten Arten der Tremellaceae (s.l., ohne Tremella) den gleichen Porus-Typ vor. Während bei Basidiodendron und Exidiopsis das Parenthesom durchgehend sein soll, konnte bei Sebacina und Tremellodendron ein Parenthesom-Porus nachgewiesen werden. Vertreter der Tulasnellales und saprophytische Arten der Auriculariales besitzen ebenfalls den gleichen Septenporus-Typ (KHAN und KIMBROUGH, 1982). Das Vorkommen des gleichen Septenporus-Types bei verschiedenen Vertretern der Phragmobasidiomyceten und den holobasidiomycetalen Dacrymyceten kann als weiterer Hinweis auf die engere Verwandtschaft dieser Gruppen interpretiert werden. Die Stellung der Dacrymycetales innerhalb der Heterobasidiomyceten (OBERWINKLER, 1977) wird dadurch weiter unterstützt. Bei künftigen Diskussionen der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Heterobasidiomyceten, bei denen Merkmale des Septenporus-Types eingeschlossen sein müssen, ist das Fehlen des Parenthesoms bei den Sporensepten von Dacrymyces stillatus zu berücksichtigen. Möglicherweise sind derartige Stadien auch in anderen Gattungen und Familien zu finden.

Hier sind weitere Untersuchungen bei allen Vertretern mit septierten Sporen notwendig.

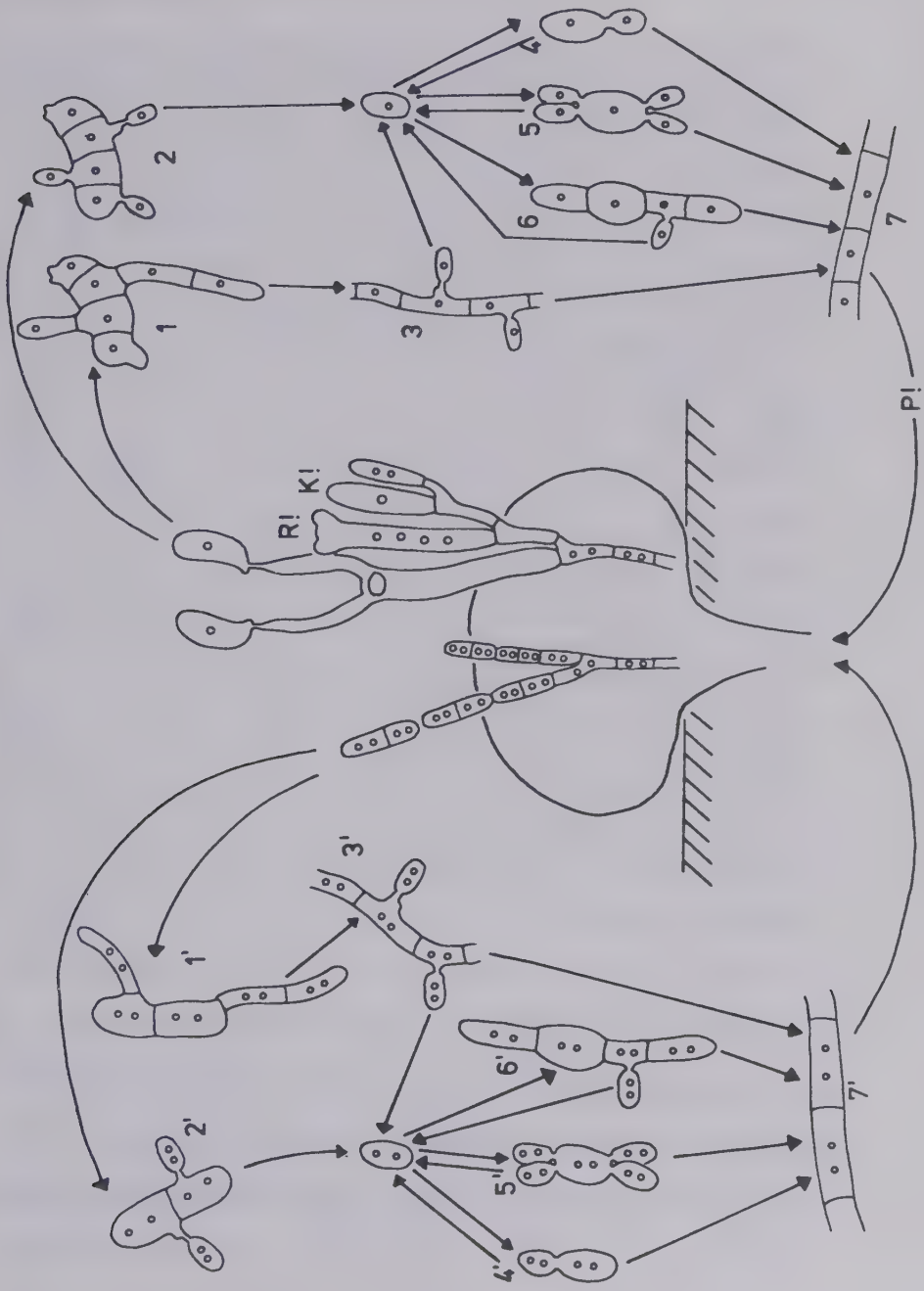
3.2. Der Ontogeniezyklus von Dacrymyces stillatus

Der Ontogeniezyklus soll exemplarisch am Beispiel von Dacrymyces stillatus dargestellt werden, da dies die meist untersuchte Art ist. Durch die Bildung anamorpher und teleomorpher Fruchtkörper stellt Dacrymyces stillatus zwar eine Ausnahme dar, doch kann vermutet werden, daß der von Basidiosporen ausgehende Zyklus dem anderer Dacrymyces-Arten entspricht. Der Teil des Entwicklungsganges, der im Substrat abläuft, ist noch nicht bekannt. Ebenfalls unbekannt ist Art und Zeitpunkt des Eindringens in das Substrat. So kann der Zyklus zwar nicht vollständig dargestellt werden, es konnten jedoch gegenüber der letzten Darstellung des Entwicklungsganges durch ALEXOPOULOS und MIMS (1979) neuere Ergebnisse berücksichtigt werden (Abb. 4).

3.2.1 Der Hauptzyklus

Der Fruchtkörper wird von einem dikaryotischen Mycel gebildet. Die Probasidie als Ort der Karyogamie ist seit DANGEARD (1895) bekannt. Nach den Untersuchungen von DANGEARD teilt sich der Kern jedoch nur einmal und erzeugt so zwei für die Sporen bestimmte Kerne. ISTVANFFI (1895) beobachtete bei Dacrymyces chrysocomus, daß vier Kerne gebildet werden, von denen zwei in die Sporen wandern und zwei in den Sterigmen zurückbleiben. Die gleichen Ergebnisse erzielte JUEL (1898) bei seinen Untersuchungen von Dacryomyces deliquescens. GILBERT (1911, 1921) dagegen stellte fest, daß die beiden Restkerne in der Basidie degenerieren würden. Lichtmikroskopisch ist die Entwicklung der Kerne bis zum Vierkernstadium ohne Färbung zu verfolgen. Dann sind die Kerne nicht mehr sichtbar, bis die Sporen nahezu fertig ausge-

Abb. 4: Ontogeniezyklus von Dacrymyces stillatus



bildet sind. Es ist dann ein Kern pro Spore zu erkennen. Die Restkerne sind in der hyalinen Basidie nicht mehr auszumachen. Nach den Untersuchungen von DUNCAN & CHISHOLM (1982) werden in den Basidien von Dacrymyces stillatus nicht nur vier, sondern durch eine auf die Meiose folgende zusätzliche Mitose acht Kerne gebildet. Aber auch hier enthalten die Sporen nur einen Kern, während sechs Kerne in der Basidie zurückbleiben und degenerieren. Entsprechende karyologische Verhältnisse in der Basidie sind auch von verschiedenen Clavaria-Arten bekannt (vgl. PRILLINGER, 1982). Da die postmeiotischen Verhältnisse von Dacrymyces-Arten nicht als endgültig geklärt betrachtet werden können, wurde in der Abb. 4 nur ein Vierkernstadium eingezeichnet.

Sicher ist, daß jede der beiden Sporen nur einen Kern erhält. Nach der ersten Mitose wird das mittlere Sporenseptum eingezogen, nach der zweiten Mitose die beiden nächsten Septen, so daß jede der vier Sporenzellen einen Kern erhält. Die Sporen können dann entweder mit Keimschläuchen (Abb. 4, Punkt 1) oder Mikrokonidien (2) auskeimen (vgl. Kap. 3.3). Die Keimschläuche wachsen zu einem Mycel aus, an dem wieder Mikrokonidien gebildet werden (3). Diese sowie die direkt an den Sporen gebildeten Mikrokonidien besitzen dann wiederum drei Keimungsmöglichkeiten. Sie können hefeartig knospen(4; vgl. Kap. 3.3.2), oder sie bilden mehrere Mikrokonidien (5). Sowohl die Hefeknospung als auch die Mikrokonidienbildung erfolgt nur an den beiden Polen der meist etwas länglichen Mikrokonidien. Vor der Keimung, so auch vor der Keimschlauchbildung (6), schwellen die Konidien auf ein mehrfaches ihres ehemaligen Volumens an. Endpunkt all dieser

Keimungsmöglichkeiten ist jeweils ein monokaryotisches Mycel. Über den Zeitpunkt des Eindringens in das Substrat und über die Wachstumsverhältnisse im Substrat ist nichts bekannt. So ist z.B. noch völlig ungeklärt, ob die verschiedenen Möglichkeiten der vegetativen Vermehrung nur außerhalb des Substrates bestehen oder ob auch im Substrat noch Mikrokonidien gebildet werden. Es ist anzunehmen, daß Plasmogamie und Dikaryotisierung im Substrat erfolgen, doch ist auch dies noch nicht nachgewiesen. Nach den Untersuchungen von YEN (1949) ist Dacrymyces stillatus heterothallisch. Möglicherweise ist D.stillatus wie Calocera cornea und Femsjonia luteoalba auch tetrapolar.

Ob das hauptsächliche Wachstum des Mycels im Holz im mono- oder dikaryotischen Zustand erfolgt ist unklar. Ebenfalls unbekannt sind die Vorgänge, die zur Fruchtkörperbildung führen. Aufgrund seiner Geländebeobachtungen vermutete BREFELD (1888), daß bei Dacrymyces stillatus die teleomorphen Fruchtkörper erst dann auftreten, wenn das Substrat erschöpft ist. Den nur einen Winter lang auftretenden basidienbildenden Fruchtkörpern ging die zweijährige Bildung anamorpher Fruchtkörper an der gleichen Stelle voraus.

3.2.2 Der Nebenzyklus

Als Nebenzyklus soll der Entwicklungsgang bezeichnet werden, der durch das Vorkommen anamorpher Fruchtkörper erkennbar ist. Derartige Formen sind nur von Dacrymyces stillatus bekannt und daher für diese Art spezifisch. Am dikaryotischen Mycel der Fruchtkörper werden ebenfalls dikaryotische Konidien (=Arthrosporen oder Gemmen) gebildet. Diese Konidien können wie die Basidio-

sporen mit Keimschläuchen (1') oder Mikrokonidien (2') auskeimen. Alle Vorgänge der Punkte 3' bis 7' erfolgen entsprechend den Punkten 3 bis 4 im generativen Zyklus. Einziger Unterschied ist die Zahl der Kerne pro Zelle. Mikrokonidien und Keimschläuche, die an Arthrosporen produziert wurden, sowie deren Folgestadien sind immer dikaryotisch. Was das Wachstum des Mycels im Substrat betrifft, stellen sich die gleichen Fragen wie beim monokaryotischen Mycel, nur daß hier keine Plasmogamie und Dikaryotisierung erfolgen muß.

Der Entwicklungsgang von Dacrymyces stillatus stellt sich also als ein komplexes System dar, das durch eine Vielzahl von Formen der vegetativen Vermehrung gekennzeichnet ist.
Das Vorkommen anamorpher Fruchtkörper ist bisher nur von D.stillatus bekannt. OLIVE (1958) berichtet von Arthrosporen im Typusmaterial von D.ellisii (=D.stillatus nach DONK, 1966; =D.capitatus nach McNABB, 1973), doch konnten von McNABB (1973) in dem von ihm untersuchten Teil des Typusmaterials keine Thallokonidien gefunden werden. Das Auftreten von Arthrokonidien ist nach KENDRICK und WATLING (1979) bei hymenomyceten Heterobasidiomyceten relativ selten, während hymenomycete Homobasidiomyceten sehr häufig Thallokonidien bilden (vgl. KENDRICK und WATLING, 1979, S.513ff.).
Mikrokonidien spielen im Ontogeniezyklus von Dacrymyces-Arten eine wichtige Rolle. Sie werden an Basidiosporen und Hyphen, bei D.stillatus auch an Arthrokonidien abgegliedert. KENDRICK und WATLING (1979) führen Dacrymyces-Arten bei drei Kategorien der Mitosporenbildung an. Die Mikrokonidien, die der Kategorie 1

("Blastic solitary conidia") zuzuordnen sind, entstehen einzeln an kurzen Dentikeln. Für die Einordnung der an Sporen von D. stillatus gebildeten Konidien in die Kategorie 2 "Solitary blastic conidia forcibly discharged - Ballistospores" (KENDRICK und WATLING, 1979, S.483, Fig.20.1B) gibt es keine Hinweise. Werden an einem Konidiophor nacheinander mehrere Konidien abgetrennt, erhält der Konidienträger durch sympodiales Wachstum eine zickzackartige Form (Kategorie 6 "Blastic-sympodial conidia"). Diese Art der Konidiogenese ist nach KENDRICK und WATLING (1979) bei hymenomyceten Heterobasidiomyceten und Homobasidiomyceten weit verbreitet.
Die unterschiedlich gebildeten Mikrokonidien zeigen das gleiche Keimungsverhalten.(vgl. Kap. 3.3.2).

3.3 Keimungsverhalten und Kulturen

Nach den ausführlichen Untersuchungen von TULASNE (1853) und BREFELD (1888) wurden nur noch wenige Arbeiten über das Keimungs- und Kulturverhalten von Dacrymyces-Arten angefertigt. Diese Arbeiten beziehen sich jeweils nur auf eine Art (Dacryomyces deliquescens bei YEN, 1949 und Dacrymyces ellisii bei BULAT, 1953 und MAGASI, 1965) beziehungsweise auf den ganzen Komplex der Heterobasidiomyceten (KOBAYASI & TUBAKI, 1965).

3.3.1 Das Keimen der Basidiosporen

Es sind grundsätzlich zwei Arten des Keimungsverhaltens von Basidiosporen bei Dacrymyces-Arten zu unterscheiden (vgl. KOBAYASI & TUBAKI, 1965) :

- das Auskeimen mit Keimschläuchen und
- die Bildung von Mikrokonidien.

Während die Keimschlauchbildung bei allen untersuchten Arten zu finden war, ist die Möglichkeit der Mikrokonidienbildung noch nicht bei allen Arten sicher nachgewiesen. Die Mikrokonidienbildung ist jedoch so typisch für die Dacrymyceten, daß KOBAYASI und TUBAKI (1965) die Bildung von Mikrokonidien als "Dacrymyces-Typ" der Keimung bezeichnen.

Die beiden unterschiedlichen Formen des Auskeimens gelten jedoch nicht nur für die Basidiosporen, sondern auch für die Konidien der anamorphen Fruchtkörper sowie für alle Mikrokonidien, unabhängig vom Ort ihrer Bildung.

TULASNE (1853) hielt die mit Konidien oder Keimschläuchen auskeimenden Basidiosporen von Dacrymyces stillatus für zwei unterschiedliche Typen. BREFELD (1888) konnte dann aber durch seine ausführlichen Versuche nachweisen, daß das Keimungsverhalten durch verschiedene und unterschiedlich konzentrierte Nährlösungen zu steuern ist. Es gelang ihm, an Basidiosporen, Konidien und Mikrokonidien das Keimungsverhalten so zu beeinflussen, daß nur noch Mikrokonidien oder nur noch Keimschläuche gebildet wurden. Auch die verschiedenen Zwischenformen waren durch die Beigabe bestimmter Nährlösungen zu erhalten. Es ist daher anzunehmen, daß in der Natur das Keimungsverhalten von äußeren Faktoren, besonders aber vom Nährstoffangebot abhängig ist.

Im Gegensatz zu BREFELD untersuchte YEN (1949) das Auskeimen von Basidiosporen von Dacrymyces stillatus in Abhängigkeit von dem Substrat. Die Sporen von zwei Aufsammlungen, die auf Tannen wuchsen, keimten mit großen Keimschläuchen aus, an denen keine Mikrokonidien gebildet wurden. Bei den Laubholzaufsammlungen wurde sowohl eine geringe als auch eine starke Konidienbildung beobachtet. Je stärker die Konidienbildung war, desto kürzer waren die Keimschläuche, eine Beobachtung, von der bereits BREFELD (1888) berichtet. Aber auch bei den Laubholzaufsammlungen konnte die Keimung mit zahlreichen Keimschläuchen erfolgen. Der größte Unterschied zwischen den Kulturen bestand jedoch darin, daß die vielsporige "Tannenkultur" dikaryotische Arthrosporen (= Konidien der anamorphen Fruchtkörper) bildete. Es scheint zwar möglich, daß aufgrund von Substratunterschieden auch Unterschiede im Keimungsverhalten vorliegen, doch ist die

Anzahl der von YEN untersuchten Aufsammlungen gering. MAGASI (1965a) stellte bei seinen umfangreichen Keimungsversuchen keine substratspezifischen Unterschiede fest.

3.3.2 Das Keimen der Mikrokonidien

Das Keimen der Mikrokonidien wurde von BREFELD (1888), YEN (1949) und OBERWINKLER (unveröffentlicht) untersucht.
BREFELD (1888) gelang es, durch die Zugabe unterschiedlicher Nährlösungen, das Keimungsverhalten der Mikrokonidien zu beeinflussen. Im Extremfall schwollen die Konidien nur etwas an und bildeten an ihren Enden wieder Mikrokonidien. Auf der anderen Seite konnten sie auch nur mit Hyphen auskeimen. An den Keimschläuchen wurden Mikrokonidien abgetrennt, deren Anzahl von der Nährstoffkonzentration abhängig war. YEN (1949) konnte beobachten, daß die Mikrokonidien zuerst auf ihr drei- bis vierfaches Volumen anschwollen, bevor an den beiden Polen Keimschläuche auswuchsen. Er erwähnt auch die Bildung einkerniger Konidien an der Mikrokonidien und stellt diese zeichnerisch dar (Pl.II, E).
OBERWINKLER (unveröffentlicht) erwähnt als Erster das hefeartige Wachstum der Mikrokonidien unter speziellen Kulturbedingungen. Er interpretiert das Vorkommen von Hefen als weiteres wichtiges Merkmal, das die Zugehörigkeit der Dacrymyceten zu den Heterobasidiomyceten unterstreicht. Die Fähigkeit der Dacrymycetales, Hefen zu bilden, war lange unbekannt und ist jetzt erst sicher bei Dacrymyces (YEN, 1949; OBERWINKLER) und Cerinomyces (GINNS, 1982) nachgewiesen. GINNS (1982) berichtet, daß in Kultur gebildete Mikrokonidien von Cerinomyces ceraceus Ginns durch Knospung auskeimten ("conidia .... germinated by budding, sometimes

producing several buds per conidium", S.521). Diese Keimung kann als Hefewachstum interpretiert werden.

Das Keimungsverhalten der Mikrokonidien ist nicht abhängig vom Ort ihrer Bildung. Zwischen einkernigen und zweikernigen Konidien besteht kein Unterschied. Hefewachstum konnte auch bei dikaryotischen, an Arthrosporen von D.stillatus gebildeten Mikrokonidien nachgewiesen werden (Abb. 28, 29). Die Hefephase war relativ kurz. Sie konnte in Kultur nur über wenige Stunden bis zu einem Tag beobachtet werden. Es setzte dann die Ausbildung von Keimschläuchen ein. An diesen wurden Mikrokonidien abgetrennt, die wieder hefeartig wachsen konnten.

Das Keimen der Mikrokonidien kann also auf drei verschiedene Arten erfolgen:
- Ausbildung von Keimschläuchen
- Bildung von Mokrokonidien und
- Hefewachstum.

BREFELD (1888) gelang es, die Zahl der Mikrokonidien, die an den beiden Polen der Konidien gebildet wurden, zahlenmäßig zu beeinflussen. Ist die Anzahl der pro Pol abgegliederten Konidien auf eins reduziert, läge zumindest habituell eine hefeartige Knospung vor. Es könnte also ein direkter Zusammenhang zwischen der Mikrokonidienbildung und der Hefesprossung bestehen. OBERWINKLER (unveröffentlicht) führt an, daß die Mikrokonidienbildung mit der Hefesprossung der Basidiomyceten vergleichbar ist. Im Kap. 3.3.3 wird die ultrastrukturelle Übereinstimmung der beiden Keimungstypen erläutert.

3.3.3 Die Ultrastruktur der Keimungstypen

KOBAYASI und TUBAKI (1965) nannten vier Keimungstypen, die für Heterobasidiomyceten charakteristisch sind. Nach dem Bekanntwerden der Hefephase (siehe Kap. 3.3.2) sind bei den Dacrymyceten drei der vier Keimungsarten verwirklicht. Der vierte Typ, die Sekundärsporenbildung, ist bei Vertretern der Dacrymyceten noch nicht beobachtet worden. Er wäre auch nur im unseptierten Zustand der Spore zu erwarten.

Die Bildung von Mikrokonidien ist so charakteristisch für die Dacrymyceten, daß sie von KOBAYASI und TUBAKI (1965) als "Dacrymyces-Typ" der Keimung angesehen wird. Die Konidien können einzeln oder zu mehreren an kurzen Dentikeln gebildet werden. An der in Abb. 5a dargestellten Zelle werden an einem kurzen Fortsatz zwei Konidien abgegliedert. Die Bildungszelle und die Konidien sind einkernig. Werden an einem Konidiophor nacheinander mehrere Konidien gebildet, erhält der Konidienträger durch sympodiales Wachstum eine zickzackartige Form (Abb. 5b,d). In beiden Fällen wird der Konidienträger nicht von den äußeren Wandschichten der ihn bildenden Zellen umgeben. Die Wand der Mutterzelle umgibt die Mikrokonidien, so daß eine holoblastische Konidienbildung vorliegt. Ist die erste Konidie abgefallen, wächst der Konidienträger seitlich der Ansatzstelle (Abb. 5b, Pfeil) weiter und formt die nächste Konidie aus (Abb. 5d).

Die Bildung der Mikrokonidien erfolgt entsprechend der für Basidiomyceten typischen Form der Hefesprossung. Die Art der Hefesprossung von Tremella mesenterica-Haplonten (BANDONI und BISALPUTRA, 1971) und Dacrymyces stillatus stimmt überein.

Bei der Keimung der Basidiosporen durch Keimschläuche werden die äußeren Zellwandschichten aufgebrochen (Abb. 5c, Pfeile) und nur die inneren Schichten umgeben den Keimschlauch.

3.3.4 Zelldifferenzierungen in den Kulturen

In jungen Kulturen werden vorwiegend Hyphen gebildet, an denen Mikrokonidien abgegliedert werden. Die Mikrokonidien keimen mit Keimschläuchen aus. So entsteht ein dicht gepacktes Mycel, das sich am Rand durch strahlenförmig auswachsende Hyphen vergrößert. Es ist kein Unterschied zwischen Einspor- und Mehrsporkulturen festzustellen. Bei schnallenbesitzenden Arten sind in den Kulturen nur selten Schnallenbildungen zu beobachten (Abb. 75). Wesentlich häufiger sind Zelldifferenzierungen zu finden, die von BULAT (1953) als Chlamydosporen bezeichnet werden. Die Chlamydosporen (Abb. 7a) sind gegenüber den Hyphen stark aufgebläht und besitzen eine verdickte Zellwand. Sie können am Ende einer Hyphe oder interkalar angelegt werden. Elektronenmikroskopisch sind in den Zellen Strukturen sichtbar, die als Speicherkörper interpretiert werden können (vgl. GUNNING und STEER, 1977). Verdickte Zellwand und Speicherkörper deuten auf eine mögliche Funktion als Überdauerungsorgan hin. Während die Chlamydosporen in Kultur bei mehreren Arten beobachtet werden konnten, wurden sie in Fruchtkörpern nur bei Dacrymyces stillatus nachgewiesen (Abb. 25b, 27e,f).

BULAT (1953) untersuchte Kulturen von Dacrymyces ellisii (= D. capitatus) und beschrieb neben den Mikrokonidien und den Chlamydosporen noch einen dritten Typ von Sporen. In wenigen Kulturen konnte er etwas verlängerte, leicht gekrümmte Ballistosporen

Abbildung 5: Keimungen

a. Dacrymyces variisporus, Kultur;
Maßstab 2 µm; FO 25 149;
Mikrokonidienbildende Zelle; N = Nucleus.

b. Dacrymyces variisporus, Kultur;
Maßstab 0,5 µm; FO 25 149;
Konidiophor; Pfeil: Ansatzstelle der ersten am Konidiophor gebildeten Mikrokonidie.

c. Dacrymyces stillatus, Spore;
Maßstab 0,5 µm; GG 639;
Keimschlauchbildung; Pfeile: Aufreißen der äußeren Zellwandschichten.

d. Dacrymyces estonicus, Spore;
Maßstab 1 µm; GG 470;
Mikrokonidienbildung.

Fixierung: GA/OsO_4

a
b
N
N
d
c

finden, die wiederum Sekundärsporen oder Sprossungsstadien bilden konnten. Er vergleicht diese Sporen mit denen der Sporobolomycetaceae und spricht die Vermutung aus, daß es sich bei den von ihm gefundenen Ballistosporen um einen Teil des Ontogeniezyklus von D.ellisii handeln könnte. Neben dem perfekten Stadium, das durch die Basidien charakterisiert wird, und dem durch Konidien geprägten imperfekten Stadium würde dann noch eine dritte, intermediäre Phase liegen. Die Beobachtungen von BULAT (1953) wurden jedoch von MAGASI (1965) in Frage gestellt. MAGASI konnte trotz Untersuchung zahlreicher Kulturen keine ballistosporenbildenden Kolonien finden. Er vermutet vielmehr, daß die Verbreitung der Kulturen, wie sie von BULAT beschrieben worden war, auf das Vorhandensein von Wasser und damit eine passive Verbreitung der Konidien zurückzuführen sei.
Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen an Kulturen konnten ebenfalls keine Ballistosporen nachgewiesen werden.

Sehr häufig und innerhalb der Dacrymyceten weit verbreitet ist die Oidienbildung in den Kulturen (YEN, 1949; BULAT, 1953; OBERWINKLER, unveröffentlicht). Dabei zerfallen die Hyphen in einzelne Zellen, wobei dazwischenliegende Zellen kollabieren können.

Es ist anzunehmen, daß Mikrokonidien, Oidien und Chlamydosporen in der Natur wesentliche Rollen als Vermehrungs- und Überdauerungsorgane spielen. Untersuchungen am natürlichen Standort sind kaum möglich, so daß nur Vermutungen über die Bedeutung angestellt werden können.

Bisher gelang es nur BREFELD (1888), Kulturen von Dacrymyces stillatus so lange zu halten, daß zuerst Arthrosporen und schließlich nach drei Jahren Basidien gebildet wurden.

3.4 Wandstrukturen

3.4.1 Die verdickten Sporenwände von Dacrymyces stillatus

Die Sporen der meisten Dacrymyceten stellen insofern eine Besonderheit dar, als daß die Entwicklung der Spore bei ihrer Abschleuderung noch nicht abgeschlossen ist. So werden die Septen im Normalfall erst bei der abgeworfenen Spore eingezogen. Nur sehr selten ist eine septierte Spore auf einem Sterigma zu beobachten (Abb. 22a). Auch die Verdickung der Sporenwände setzt erst nach der Abschleuderung und dann auch meistens erst nach der Septenbildung ein. Die Bildung verdickter Wände ist jedoch nicht an eine vollständige, das heißt bei einer reifen Spore normalerweise vorhandene Septierung gebunden. Eine leichte Verdickung der äußeren Wand ist innerhalb der Dacrymyceten nicht selten. Die extreme Verdickung von Sporenwand und -septen bei Dacrymyces stillatus ist jedoch einmalig.

Bei Sporen mit einer relativ dünnen Wand (Abb.6a,d) ist bereits eine deutliche Mehrschichtigkeit zu erkennen. Die Sporenzelle wird zunächst von einer etwas elektronendichteren, in sich geschichteten Wand umgeben, die auch an den Septen entlang läuft (Abb. 6d). Die innersten Lagen gehen ohne Unterbrechung in eine weniger elektronendichte Zone über (Abb. 6d, großer Pfeil). Diese mittlere Schicht umgibt die ganze Spore, aber nicht die Septen. Die äußerste Wandschicht (Abb. 6d, kleiner Pfeil) ist sehr dünn und von der mittleren durch eine schmale, helle Zone getrennt.

Diese Schichtung der Zellwand ist auch im Bereich des Apikulus

zu erkennen. Lichtmikroskopisch ist der Apikulus immer zweihökkerig, wobei die Deutlichkeit der Ausprägung artspezifisch unterschiedlich ist. Elektronenmikroskopisch ist die Struktur des Apikulus deutlicher zu erkennen (Abb. 6a). Neben der eigentlichen Ansatzstelle (in Abb. 6a unten) ist seitlich eine Ausbeulung der Spore zu sehen. Die Sporenwand erscheint an dieser Ausdellung verdickt, beziehungsweise weniger dicht gepackt, was aus der besser sichtbaren Schichtung der Wand geschlossen werden kann. Nur die äußere, dünne Wandschicht und die äußeren Lagen der mittleren Schicht gehen in den Wandteil über, der ehemals die Verbindung zum Sterigma bildete. Der Raum zwischen den beiden Wandstücken, an denen sich Spore und Sterigma trennten, wird von einer elektronenoptisch etwas dichteren Masse gefüllt. Lichtmikroskopisch wird diese "Füllung" mit den umgebenden Wandresten als einer der beiden Höcker interpretiert. Bei jungen Sporen ist die Ausdellung des Apikulus noch mit Plasma ausgefüllt. Bei älteren Sporen mit verdickten Wänden wird auch dieser Bereich von Zellwandmaterial ausgefüllt.

Die Spore wird also von zwei Zellwandschichten ganz umgeben. Diese beiden Schichten sind nicht nur bei der dünnwandigen, sondern auch bei der dickwandigen Spore (Abb. 6c, kleiner Pfeil) zu erkennen. Alle weiteren Zellwandschichten werden von innen diesen beiden äußeren Schichten und den Septen aufgelagert. Mit der Auflagerung von Zellwandmaterial verringert sich das Volumen der Sporenzelle, das heißt, der Bereich, den das Plasma einnimmt wird immer kleiner. Das Zellwandmaterial wird in einzelnen Schichten aufgelagert, wobei sich elektronenoptisch

Abbildung 6: Wandstrukturen der Sporen von Dacrymyces stillatus

a. Apikulus

Maßstab 0,5 µm; GG 639.

b. Stark verdickte Sporenwand

Maßstab 0,25 µm; FO 31 768;

Pfeile: Schichtung der Zellwandlagen.

c. Stark verdickte Sporenwand am Sporenseptum

Maßstab 1 µm; FO 31 768;

linker Pfeil: äußere, durchgehende Zellwandschicht;

rechte Pfeile: Schichtung der Zellwandlagen.

d. Kaum verdickte Sporenwand

Maßstab 0,5 µm; GG 639;

kleiner Pfeil: äußere, durchgehende Zellwandschicht (vgl. Abb. 6c); großer Pfeil: Beginn der Schichtung der Sporenwand.

Fixierung: GA/OsO_4

a
b
c
d

dichtere (Abb. 6b,c Pfeile) mit weniger dichten Lagen abwechseln. Möglicherweise deuten die dichteren Wandschichten auf Ruheperioden bei der Bildung der lamellären Zellwand hin.

3.4.2 Wandstrukturen von Hyphen

Ähnlich stark verdickte Wände sind zwar nicht bei den Sporen anderer Dacrymyces-Arten zu finden, doch gibt es entsprechende dicke Hyphenwände. Allen verdickten Wänden gemeinsam ist der lamelläre Aufbau, wie er für Basidiomyceten auch charakteristisch ist. Die Hyphen von Dacrymyces estonicus (Abb.7b) sind von einer elektronendichten Wandschicht umgeben, die mit einer scharfen Grenze in eine ebenfalls geschichtete, äußere Zellwandlage übergeht. Diese äußeren Lagen zeigen bereits leichte Auflösungserscheinungen.

Der Wechsel von elektronendichten und elektronendurchlässigeren Schichten ist auch bei Hyphen von Dacrymyces macnabbii (Abb.7c, 7d) und D.tortus (Abb. 7e) zu finden.

Lichtmikroskopisch sind die elektronendichteren Wandteile von Dacrymyces macnabbii (Abb.7c,d) als noch festere, nahezu zickzackartig die Hyphen umgebende Wandreste zu erkennen, während die weiter außen liegenden Zellwandschichten als verschleimend zu interpretieren sind. An gebogenen Hyphen wird der feinlamelläre Aufbau der Zellwand besonders deutlich (Abb. 7 d). Die Verschleimung kommt anscheinend durch das Auseinanderweichen der Lamellen zustande.

Auch die Hyphenwand von Dacrymyces tortus ist in einen festeren inneren Teil und einen verschleimenden äußeren Teil zu trennen. Elektronenoptisch sind die Teile aufgrund ihrer

unterschiedlichen Elektronendurchlässigkeit zu trennen (Abb. 7e). Die festen Wandteile erscheinen wesentlich dunkler. Es zeigt sich, daß in den sich lockernden Wandschichten noch feste Wandbestandteile eingelagert sind.

Auch Chlamydosporen, wie z.B. die von Dacrymyces ovisporus (Abb. 7a) besitzen eine gegenüber normalen Hyphen deutlich verdickte Zellwand. An den Keimungsstellen (Abb. 7a, Pfeile) der Chlamydospore reißen die äußeren Zellwandschichten auf.

Die Wandstrukturen der Hyphen in Abb. 7 b-e sind innerhalb der Fruchtkörper zu finden. Bei den drei untersuchten Arten zeigten sich deutliche Unterschiede. Vielleicht bietet sich hier die Möglichkeit, die auf der morphologischen Basis gewonnenen Ergebnisse zu unterstützen. Dazu müßten jedoch elektronenoptische Untersuchungen in definierten Bereichen der Fruchtkörper bei allen Dacrymyces-Arten vorgenommen werden.

Abbildung 7: Wandstrukturen

a. Dacrymyces ovisporus, Kultur;
Maßstab 2 µm; GG 104;
Chlamydospore; Pfeile: Keimstellen; P= Speicherkörper.

b. Dacrymyces estonicus, Fruchtkörper;
Maßstab 1 µm; GG 470; Hyphe im Fruchtkörper-Inneren.

c. Dacrymyces macnabbii, Fruchtkörper;
Maßstab 0,5 µm; GG 553; Hyphe im Fruchtkörper-Inneren.

d. Dacrymyces macnabbii, Fruchtkörper;
Maßstab 0,5 µm; Hyphe im Fruchtkörper-Inneren; GG 553.

e. Dacrymyces tortus, Fruchtkörper;
Maßstab 2 µm; GG 652; Hyphen im Fruchtkörper-Inneren.

Fixierung: GA/OsO_4

a
P
b
c
d
e

3.5 Farbstoffe

Über die Farbstoffe der Dacrymyces-Arten sind nur wenige Arbeiten bekannt. GOODWIN (1953) untersuchte den Pigmentgehalt von Dacrymyces stillatus, während HANNA und BULAT (1953) sowie BULAT (1954) mit Dacrymyces ellisii (= D.capitatus) arbeiteten. Ein Vergleich des Farbstoffgehaltes von Dacrymyces deliquescens und Calocera cornea wurde von CZECZUGA (1980) angestellt.

HANNA und BULAT (1953) isolierten aus Kulturmaterial von Dacrymyces capitatus zehn verschiedene Karotinoide, von denen allerdings nur drei namentlich genannt werden konnten. Hauptpigment ist ß-Karotin.

Die Untersuchung von GOODWIN (1953) ist genauer und enthält auch eine quantitative Erfassung der Pigmente. ß-Karotin ist dabei mit 39% der Gesamtfarbstoffmenge das wichtigste Pigment. Weitere wichtige Farbstoffe sind ζ-Karotin (mit 19%), Zeaxanthin (12,3%), Cryptoxanthin (11,3%) und Torulene (9,7%). α-Karotin ist mit 7% vertreten, während γ-Karotin nur in Spuren nachgewiesen werden konnte. Das Muster der Farbstoffe ist nach GOODWIN (1953) ähnlich dem anderer Pilze (z.B. Phycomyces) oder Früchten (z.B. Tomate).

CZECZUGA (1980) identifizierte bei Dacrymyces deliquescens (= D. stillatus) acht verschiedene Pigmente. ß-Karotin ist dabei nur mit 27,1% vertreten, während der γ-Karotingehalt 23,7% beträgt. Damit ergeben sich deutliche Unterschiede zu den Untersuchungen von GOODWIN (1953). Ob diese Unterschiede artspezifischer Natur sind oder ob sie methodische Ursachen haben, muß noch geklärt

werden.

Durch die Versuche von BULAT (1954) konnte nachgewiesen werden, daß die Farbstoffe nur im Licht gebildet werden. Im Dunkeln gezogene Kulturen blieben farblos, entwickelten jedoch die Farbe, wenn sie in Licht gestellt wurden. Derartige Beobachtungen wurden bereits von BREFELD (1888) gemacht. Die Bedeutung der Karotinoide als Schutzfaktor wurde von GOLDSTROM und LILLY (1965) nachgewiesen.

Über die Lage der Farbstoffe in der Zelle ist bei Dacrymyces-Arten kaum etwas bekannt. Nach HEIM (1946 a,b) können Karotinoide in Öltröpfchen oder in Kristallen lokalisiert sein. Bei verschiedenen Discomyceten (z.B. Sarcoscypha coccinea, Peziza aurantia), orangen Hefen und Schimmelpilzen konnten die Karotinoide in den Öltröpfchen nachgewiesen werden (HEIM, 1946 a). Karotinoid-Kristalle in Form von Nadeln oder kleinen Platten wurden bei Arten der Phallales (z.B. Mutinus caninus) gefunden (HEIM, 1946a,b).

Nach dem lichtmikroskopischen Bild sind bei den meisten Arten der Gattung Dacrymyces die Karotinoide in den Öltröpfchen lokalisiert, was aus deren starker Färbung geschlossen werden kann. Elektronenmikroskopisch konnten bei Dacrymyces ovisporus Kristalle nachgewiesen werden, die jedoch nicht eindeutig als Karotinoid-Kristalle identifiziert werden konnten.

Karotinoide als Farbstoffe sind bei Pilzen in allen systematischen Gruppen zu finden. Neben den bereits genannten Discomyceten und Vertretern der Phallales wurden Karotinoide bei Cantharellus lutescens und C.infundibuliformis untersucht (TURIAN, 1955).

Phycomyces blakesleeanus, Neurospora crassa und Allomyces javanicus sind beliebte Objekte der Karotinoidforschung.
Durch das gestreute Vorkommen von Karotinoiden bei Pilzen wurde das Auftreten der Farbstoffe kaum als systematisches Merkmal gewertet. Nach OBERWINKLER (unveröffentlicht) ist das Vorhandensein von Karotinoiden eines der Merkmale, durch das die Dacrymycetales charakterisiert werden können.

Die untersuchten Dacrymyces-Arten besitzen alle Farbtöne von weißlich über gelb bis leuchtend orange. Die Farbe scheint für jede Art typisch zu sein und unterliegt nur geringen Schwankungen im Laufe der Ontogenie. So hat z.B. Dacrymyces estonicus einen typischen gelben bis orangen Farbton. Die drei Arten D. enatus, D. tortus und D. macnabbii besitzen Fruchtkörper, die sich in ihrer Farbe kaum vom Substrat abheben. Die Farben schwanken, je nach Art, zwischen hyalin, weißlich bis gelb und braun. Orangetöne konnten bei diesen Arten nie gefunden werden. Systematisch schwer zu fassende Gruppen zeigen eine große Farbvielfalt. So sind z.B. beim D.stillatus-Komplex alle Farben von grünlich-gelb über gelb bis leuchtend orange zu finden.

Auch bei Kulturen sind farbliche Unterschiede festzustellen. Die Farbe der Kultur bei natürlichen Licht-Dunkel-Verhältnissen und naturnahem Licht entspricht der Farbe des Fruchtkörpers am natürlichen Standort. YEN (1949) berichtet allerdings von einem Farbspektrum in seinen Kulturen, das stärker ausgeprägt sei als die natürlichen Farbunterschiede. Der Einfluß von Licht auf die Farbgebung bei Kulturen von Dacrymyces ellisii (=D.capitatus) wurde

bereits von BULAT (1954) untersucht.

Es wäre interessant zu wissen, inwieweit die unterschiedlichen Farben der verschiedenen Arten auf qualitativen und quantitativen Unterschieden der Pigmentzusammensetzung beruhen. Die Ergebnisse derartiger Untersuchungen könnten möglicherweise mit zur Aufklärung der Verwandtschaften innerhalb der Dacrymyceten beitragen.

3.6 Mycoparasiten in Dacrymyces

Neben mehreren imperfekten Pilzen, die in Fruchtkörpern von Dacrymyces-Arten zu finden sind, können zwei größere Gruppen pilzlicher Parasiten unterschieden werden. Während die Chytridiomyceten nur durch eine Art vertreten sind, ist die Gruppe der parasitierenden Heterobasidiomyceten recht heterogen.

3.6.1 Chytridiomyceten

Der Befall durch parasitierende Chytridiomyceten ist vor allem bei lang anhaltender feuchter Witterung nicht selten. Am häufigsten werden die weichgelatinösen Fruchtkörper von Dacrymyces stillatus befallen, da das Wachstum der Chytridiomyceten an das Vorhandensein von genügend Feuchtigkeit gebunden ist und weichgelatinöse Fruchtkörper diese bieten können. Trotz des häufigen Befalles fand diese Art von Parasitismus bei Dacrymyces in der Literatur kaum Beachtung. Die von BRASFIELD (1938b) beschriebene Art Arrhytidia pustulata ist jedoch nichts anderes, als eine von Chytridiomyceten parasitierte Form von Dacrymyces stillatus. Die Abbildungen (BRASFIELD, 1938b, S.159, Abb.1-6) und die Beschreibung der "hymenialen Konidien" treffen genau auf den Parasiten zu. Die von BRASFIELD (S.154) beschriebenen Cystiden, die die Arrhytidia-Art zusätzlich charakterisieren sollen, stellen sicherlich anormale Erscheinungen dar, die durch den Parasiten hervorgerufen werden.

Der Befall eines Fruchtkörpers mit Chytridiomyceten kann sehr unterschiedlich sein. Nur bei sehr starkem Befall sind auch habituelle Veränderungen des Wirtes zu erwarten (Abb.17).

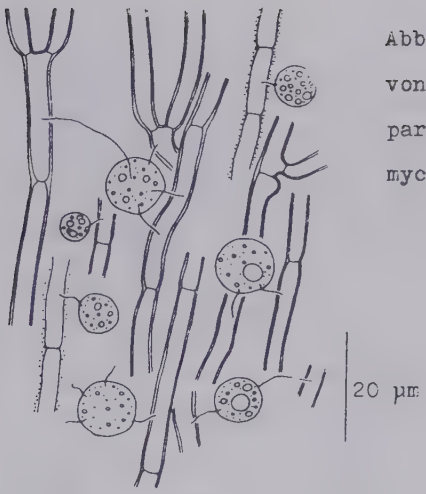
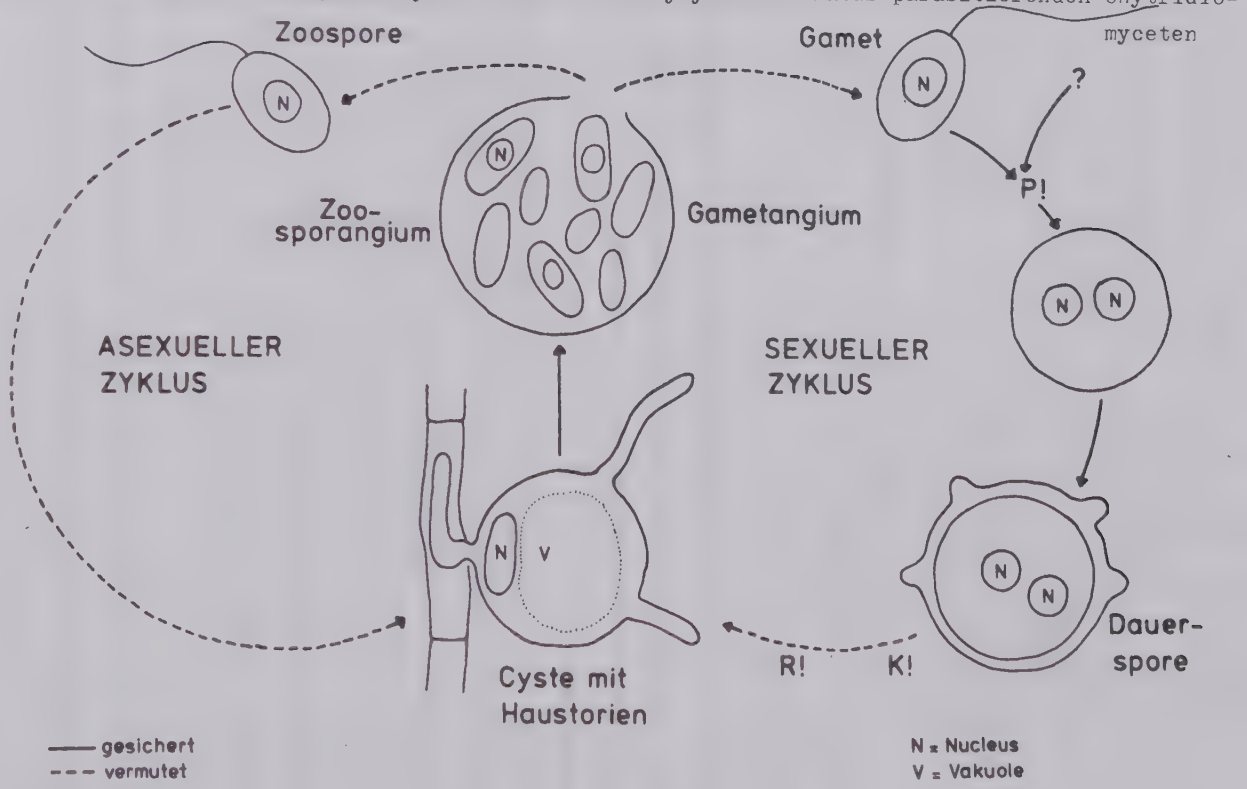


Abb. 8.: In Fruchtkörpern von Dacrymyces stillatus parasitierender Chytridiomycet (GG 692)

Der Entwicklungszyklus des Chytridiomyceten ist noch nicht bekannt. Aufgrund der vorliegenden Untersuchungen kann jedoch ein Modell konstruiert werden (Abb. 9), das dem Ontogeniezyklus sehr nahe kommen könnte.

Im Lichtmikroskop sind meistens nur Kugeln unterschiedlichen Durchmessers zu finden (Abb.8). Die Größe dieser Cysten beträgt meistens etwa 10 µm, schwankt jedoch zwischen 4 und 15 µm. Die Cysten bilden eine unterschiedliche Anzahl von Fortsätzen aus, mit denen sie mit dem Wirt in Verbindung treten. Eine Cyste kann dabei mehrere Wirtshyphen befallen. Das Innere der Cyste wird von einer Vielzahl gefärbter Öltröpfchen ausgefüllt. Erst im TEM werden weitere Merkmale sichtbar. Einen großen Teil der Zelle nimmt eine Vakuole ein, an deren Rand ein Kern liegt (Abb. 10a). Die Fortsätze der Cyste dringen in die Wirtszelle ein und wachsen dort weiter (Abb. 11a, Pfeil). Die Haustorien sind mehr (Abb.11a)

Abb. 9: Modell des Ontogenie-Zyklus eines in Dacrymyces stillatus parasitierenden Chytridiomyceten



oder weniger (Abb. 10a) plasmatisch und auch in der Wirtszelle von der Zellwand der Cyste umgeben. Das Plasma der Wirtszellen zeigt in beiden Abbildungen deutliche Auflösungserscheinungen.

In den Cysten bilden sich durch Zellzerklüftung viele kleine Zoosporen oder Gameten mit einem Kern aus (Abb.9, 10d). Die Entwicklung zum Zoosporangium oder Gametangium verläuft holocarp, d.h. der gesamte Inhalt der Cyste wird bei der Planosporenbildung aufgebraucht. Das absorbierende System wird bei der Zoosporogenese nicht eingeschlossen. Haustorien belegen, daß die Hülle der Zoosporen bzw. Gameten der ehemaligen Cystenwand entspricht (Abb.10d). Solche Stadien sind gelegentlich auch im Lichtmikroskop zu entdecken. Die Freisetzung der vermutlich begeißelten Schwärmer erfolgt nicht durch einen besonderen Porus, sondern durch das Aufreißen der Hülle. Nach CURTIS (1921) ist bei Synchytrium endobioticum die Funktion der begeißelten Stadien als asexuelle Zoosporen oder aber sexuelle Gameten scheinbar abhängig von einer ausreichenden Wasserversorgung an einem kritischen Punkt ihrer Entwicklung. Zoosporen und Gameten besitzen den gleichen Bauplan und sind habituell nicht zu unterscheiden. Begeißelte Stadien konnten für den Dacrymyces-Parasiten weder im Lichtmikroskop noch im TEM eindeutig identifiziert werden. Kinetosome werden nach BECKETT et al. (1974) am Beginn der Zoosporogenese angelegt und sind der Ausgangspunkt der Geißelbildung. So kann das Kinetosom der monokaryotischen Zelle (Abb.10b) ein Hinweis auf ein begeißeltes Ontogeniestadium sein. Gameten mit einer Zellkompartimentierung, wie sie von KOCH (1961) für eine Einteilung der Chytridiomyceten benutzt wird, konnten nicht gefunden

Abb. 10: Chytridiomycetaler Parasit in Dacrymyces stillatus

a. Haustorium

links Hyphe des Wirtes, N = Nucleus;

Maßstab 1 µm; FO 31 768 (a-d).

b. Kinetosom (mit Pfeil) am Kern (rechts)

Maßstab 0,5 µm

c. Junge Zygote

N = Nucleus, V = Vakuole

Maßstab 1 µm

d. Zoosporen bzw. Gameten in Cystenhülle

Pfeil: Haustorium

Maßstab 1 µm

Fixierung: GA/OsO_4

a
N
b
c
N
N
V
d

Abb. 11: Chytridiomycetaler Parasit in Dacrymyces stillatus

a. Haustorium

Pfeil: weiterwachsende Hyphe;

Maßstab 0,5 µm; FO 31 768 (a-d).

b-d.: Dickwandige Dauersporen

Pfeile bei c: geschichtete Zellwand; N = Nucleus;

Maßstab 1 µm.

Fixierung: GA/OsO_4

a
b
c
N
d

werden. Als nächstes Stadium konnte im TEM eine zweikernige Zelle mit dünner Zellwand beobachtet werden (Abb.10c). Im Schnitt ist die Kernmembran durchgängig und besitzt keine Poren. Die Reduktion der Kernporen ist eine für die Spermatogenese typische Erscheinung (vgl. FRANKE, 1974; MAUL, 1977). Die dikaryotische Zelle wird daher als Verschmelzungsprodukt zweier morphologisch gleichartiger Gameten interpretiert. Die Verzögerung der Karyogamie nach der Plasmogamie bei der sexuellen Fortpflanzung ist bei den Chytridiomyceten verbreitet (vgl. ALEXOPOULOS, 1979). Ebenfalls typisch ist die Bildung dickwandiger Dauersporen als Folge sexueller Reproduktion (Abb.11b-d). Die Dauersporen sind dikaryotisch (Abb.11c). Sie besitzen eine sehr große Anzahl von Öltröpfchen (Abb.11b,d) und eine mehrfach geschichtete, verdickte Zellwand (Abb.11c, Pfeile). Die Zellwand kann teilweise sehr flockig erscheinen (Abb.11b.d). Dies könnte jedoch auch ein Präparationsartefakt sein. Ausbuchtungen der Zellwand sind sehr häufig. In der Dauerspore oder einem Folgestadium müssen Karyogamie und Reduktionsteilung erfolgen. Mit der Bildung von Cysten als Folge der Meiose wäre der sexuelle Kreislauf geschlossen.

Es kann angenommen werden, daß im asexuellen Zyklus die Zoosporen unter dem Verlust der Geißel wieder zu Cysten heranwachsen. Der Ontogeniezyklus kann nur durch kulturversuche vollständig entschlüsselt werden. Erst dann wird eine systematische Einordnung des Parasiten möglich sein. Folgende Punkte sind bei der Zuordnung zu einer Gattung der Chytridiomyceten zu berücksichtigen:

- parasitische Lebensweise im Fruchtkörper des Wirtes
- absorbierendes System im Wirt
- Holocarpie, inoperculates Sporangium
- begeißelte Stadien, Zellkompartimentierung der Gameten +
- Isogamie +
- dikaryotische, dickwandige Dauerspore.

Die Punkte mit + sind nicht abgesichert und noch zu untersuchen.

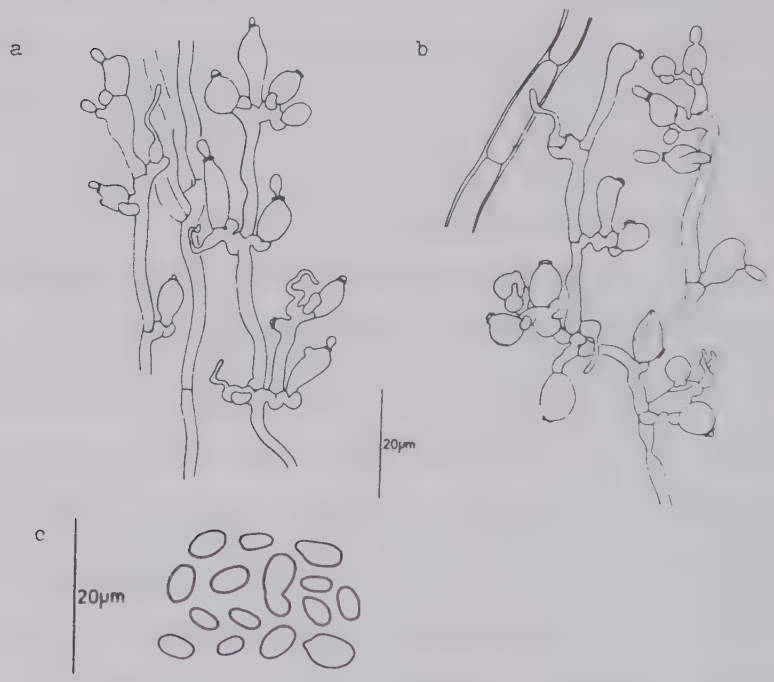
3.6.2 Heterobasidiomyceten

Im Gegensatz zu dem Chytridiomyceten-Parasiten fand der Parasitismus durch Heterobasidiomyceten in Dacrymyces wesentlich mehr Beachtung. Bereits 1909 beschrieben BOURDOT und GALZIN Platygloea peniophorae, einen parasitischen Vertreter der Auriculariaceae. Weitere Vorkommen dieses Parasiten sind von MARTIN (1944) und OLIVE (1946a) in Dacrymyces minor und von OLIVE (1947, ohne Wirtsangabe) bekannt. Platygloea arrhytidiae (OLIVE, 1951) unterscheidet sich von P.peniophorae nicht nur durch den wirt (P.arrhytidiae auf Arrhytidia enata), sondern auch durch die Art der Konidienbildung. Ebenfalls unterschiedlich verläuft die Konidiogenese bei amerikanischem und europäischem Material von Tremella obscura (vgl. OLIVE, 1946a, 1946b, 1948; CHRISTIANSEN, 1954; REID, 1974). Nach OLIVE werden die elliptischen Konidien an "phialid-like" (OLIVE, 1946a, S.540) Konidiophoren gebildet. Das von CHRISTIANSEN und REID untersuchte europäische Material bildet terminale Zellen mit einer basalen Schnalle aus. Diese Endzellen fallen ab und können durch Knospung weitere Konidien bilden. Neben der Konidienentwicklung unterscheiden sich die

Abb. 12 : In Fruchtkörpern von Dacrymyces stillatus parasitierender Vertreter der Tremellaceae (GC 64C)

a,b anamorphe Stadien des Parasiten

c Konidien des Parasiten



Aufsammlungen auch durch Form und Größe der Konidien. Trotzdem werden beide Stadien einer Art, nämlich Tremella obscura, zugeordnet.

In Abb. 12 sind anamorphe Stadien eines tremellalen Parasiten in Dacrymyces stillatus dargestellt. Bezüglich der Konidienbildung, sowie Form und Größe der Konidien entsprechen sie mehr der

Beschreibung von OLIVE als der von CHRISTIANSEN und REID. Die Konidien werden vorwiegend an endständigen Zellen und nur selten an nicht differenzierten Hyphenteilen gebildet. Die Sprossung der Konidien erfolgt an einer nicht festgelegten Stelle der konidienbildenden Zelle. Konidien werden so lange abgegliedert, bis das Plasma der Bildungszelle aufgebraucht ist und diese kollabiert. Lichtmikroskopisch ist um die Sprossungsstelle ein Kragen sichtbar, dessen Größe von der Anzahl der bisher gebildeten Konidien abhängig ist. Jede Konidie wird bei der Sprossung von einer Zellwand umgeben, die von der innersten Wandschicht der konidienbildenden Zelle ausgeht. Bei der Abtrennung der Konidie reißt die Wand auf,und ihre überstehenden Reste bleiben als Kragen sichtbar.(Abb.13a-c). Die Art der Konidienbildung entspricht der Hefeknospung bei Tremella mesenterica-Haplonten (vgl. BANDONI und BISALPUTRA, 1971 und Abb.13a-c). Die Konidien sind diploid (Abb.13c) und können durch Knospung auskeimen (Abb. 12c).

Der fruchtkörperlose Parasit steht mit seinem Wirt über Haustorien in Verbindung. Die Haustorien werden als schmale, längliche Fortsätze an halbkugeligen bis elliptischen Zellen gebildet, deren basales Septum meistens eine Schnalle aufweist. Das Eindringen in die Wirtszelle konnte bisher nicht beobachtet werden. Elektronenmikroskopisch wurden nur Stadien gefunden, bei denen der Parasit durch Auflösung von Teilen der Wirtszellwand in einen möglichst nahen Kontakt zur Wirtszelle kommt (Abb.13d, e). In der Abb.13e zeigt das Plasma der linken Zelle Auflösungserscheinungen, die auf den parasitären Befall zurückzuführen sind.

Abb. 13: Tremella obscura in Dacrymyces stillatus

a.-c.: Konidiogenese

Pfeile bei a.: Kragen

Maßstab 1 µm; GG 640 (a-e).

d.-e.: Haustorien

Maßstab 0,5 µm

Fixierung: GA/OsO_4

a
b
d
c
e

Es konnte kein hyphales Wachstum des Parasiten im Wirt festgestellt werden. Die Wirt-Parasit-Beziehung kann auf ein bloßes Anlegen des Haustoriums an die Wirtszelle beschränkt sein, oder das Haustorium dringt nur in einem kleinen Bereich in den Wirt ein. Von vergleichbaren Haustorien anderer parasitierender Heterobasidiomyceten ist das Eindringen in den Wirt bekannt (OBERWINKLER und BANDONI, 1982).

Es wurde darauf hingewiesen, daß das hier untersuchte Material dem von OLIVE (1946a) vergleichbar ist. Das bislang als einziges bekannte, europäische Material von CHRISTIANSEN (1954) und REID (1974) kann daher nicht weiter als europäische Variante einer "amerikanischen Art" angesehen werden. Die Unterschiede sind derart bedeutend, daß sie als Artmerkmale angesehen werden können. Eine abschließende Betrachtung ist jedoch erst mit der Kenntnis der teleomorphen Formen möglich.

Das Wirtsspektrum von Tremella obscura umfaßt mehrere Arten der Dacrymyceten und ist auch in Europa nicht nur auf Dacrymyces stillatus beschränkt, wie es von REID (1974) angenommen wird. OLIVE (1946a,b, 1948) nennt als parasitierte Arten Dacrymyces stillatus, D.minor und Dacryomitra stipitata (=Ditiola radicata nach REID, 1974). Ein Befall von Dacrymyces punctiformis (=D. tortus) und D.minor ist durch KENNEDY (1958b) bekannt.

Neben Tremella obscura ist nur noch Sebacina penetrans als tremellaler Dacrymyces-Parasit zu erwähnen (HAUERSLEV, 1979).

Der in der Abb.14 dargestellte Parasit konnte nur in der anamorphen Form gefunden werden. Eine Zuordnung zu einer Familie der Heterobasidiomyceten ist daher nicht möglich. Die Art der

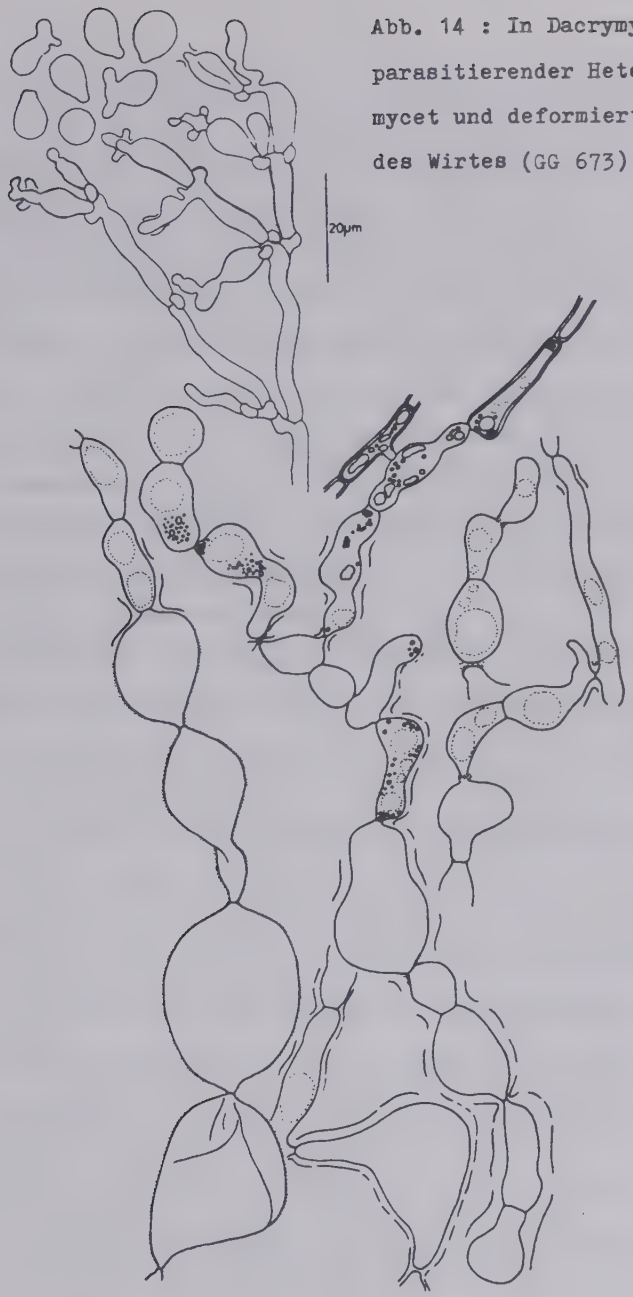


Abb. 14 : In Dacrymyces stillatus parasitierender Heterobasidiomycet und deformierte Hyphen des Wirtes (GG 673)

Konidienbildung ist weder mit der von Tremella obscura noch mit der der Platygloea-Arten vergleichbar. Auffällig ist bei diesem Befall die Veränderungen der Zellen im Innern des Wirtsfruchtkörpers (Abb.14). Die Zellen sind teilweise sehr stark aufgeblasen (bis über 20 µm). Nur an den Septen ist der ursprüngliche Hyphendurchmesser zu erkennen. Die aufgeblasenen Hyphenteile besitzen große Vakuolen, können nahezu hyalin sein und kollabieren. Die Zellwand ist in ihren äußeren Schichten verschleimt oder liegt schollenartig den Hyphen auf. In diesem Bereich des Fruchtkörpers ist zwar kein äußeres, hyphales Wachstum des Parasiten zu erkennen, doch kann das Aufblähen der Zellen eine Folge des Parasitenbefalls sein. Zur Außenseite des Fruchtkörpers hin nehmen die Hyphen wieder ihre normale Form an. Der Parasit bildet seine Konidien im äußeren Fruchtkörperbereich des Wirtes. Haustorien konnten noch nicht gefunden werden. Die Wirt-Parasit-Beziehung ist ebenso wenig geklärt wie die systematische Zugehörigkeit des Parasiten. Hier sind weitere Funde, vor allem auch welche der teleomorphen Form, notwendig.

3.7 Ökologische Verhältnisse

Die saprophytische Lebensweise ist charakteristisch für alle Dacrymyceten. Parasitische Vertreter der Brachybasidiomyceten, wie z.B. Dicellomyces und Proliferobasidium, erinnern zwar in manchen Merkmalen an die Dacrymyceten (OLIVE, 1945; CUNNINGHAM et al., 1976), doch konnte eine enge Verwandtschaft bisher nicht nachgewiesen werden.

Die Dacrymyceten besitzen eine große Bedeutung als holzabbauende Pilze. Dies beruht auf verschiedenen Faktoren. Ein wichtiger Punkt ist die Fähigkeit der Fruchtkörper, mehrmals einzutrocknen und wieder aufzuquellen. Sobald nach einer Trockenperiode wieder genügend Feuchtigkeit vorhanden ist, können die Fruchtkörper innerhalb kürzester Zeit mit der Sporulation beginnen. Die Sporenbildung setzt etwa 2-3 Stunden nach Durchfeuchtung ein und erreicht z.B. bei Dacrymyces palmatus innerhalb von 3 Stunden das Maximum (ROCKETT und KRAMER, 1976). Die Untersuchungen von ROCKETT und KRAMER (1976) ergaben, daß die Sporulation tremellaler Pilze (incl. Dacrymyces) primär durch die Menge des Wassers im Fruchtkörper und im Substrat kontrolliert wird. Eine Minimaltemperatur muß erreicht sein. Bei schlechter werdenden äußeren Bedingungen kann die Sporenbildung durch die Feuchtigkeit im Fruchtkörper und im Substrat weiter aufrecht erhalten werden. Die Bedeutung des gelatinösen Fruchtkörpermaterials als Wasserspeicher wurde von INGOLD (1959) nachgewiesen.

Die Fruchtkörper- und Sporenbildung der Dacrymyces-Arten ist demnach extrem feuchtigkeitsabhängig. Eine jahreszeitliche Abhängig-

keit liegt nicht vor. Bei entsprechenden Witterungsbedingungen können während des ganzen Jahres Sporen gebildet werden. Selbst längere Trockenperioden bleiben ohne Folgen für eingetrocknete Fruchtkörper (BULLER, 1922). Nach INGOLD (1971) ist die Fähigkeit verschiedener tremellaler Pilze, ganzjährlich innerhalb kürzester Zeit große Mengen von Sporen zu bilden, der Schlüssel zu ihrem Überleben. Auricularia auricula kann in 24 Stunden 2.316.000 bilden, was etwa 4.900 Sporen pro Stunde und cm^2 Hymenium entspricht. Für Exidia glandulosa lauteten die Werte 196.320.000 Sporen/24 Std., bzw. 6.500 Sporen/Std.cm^2Hymenium (ROCKETT und KRAMER, 1976). Dacrymyces-Arten wurden nicht untersucht. Die Minderung der Sporenzahl, die sich durch die Anzahl der Sporen pro Basidie und die Kleinheit der Fruchtkörper ergibt, kann möglicherweise durch die Vielzahl der Fruchtkörper an einem Standort ausgeglichen werden.

Dacrymyces-Arten können in allen Wäldern gefunden werden, wobei die ökologischen Ansprüche deutlich werden. Bevorzugte Standorte sind Laubnadelwälder und gemischte Nadelholzbestände. In Monokulturen ist (fast) ausschließlich Dacrymyces stillatus zu finden. Auf die Substratspezifität der Arten wird im Kap. 4 näher eingegangen.

Größe und Zersetzungsgrad des Holzes sind ebenfalls von Bedeutung. Während z.B. Dacrymyces estonicus nur auf Kiefernästen bis etwa Fingerdicke fruktifiziert, bevorzugt D.macnabbii dickere Äste und Stämme. D.enatus konnte nur auf extrem morschem Holz der Buche gefunden werden, während das Substrat von D.tortus nur gering zersetzt war. D.stillatus, die am häufigsten vorkommende Art, ist

sowohl auf Ästen als auch auf Stämmen zu finden. Als einzige Dacrymyces-Art besiedelt D.stillatus auch Baumstümpfe. Der Zersetzungsgrad des Substrates ist sehr unterschiedlich. Bei dieser extremen Variabilität der ökologischen Ansprüche muß bedacht werden, daß D.stillatus nicht eine eng umgrenzbare Art, sondern ein Formenschwarm darstellt.

Über die Bedeutung von Dacrymyces-Arten in der Pilzsukzession auf abgestorbenem Holz ist kaum etwas bekannt. Nach den Untersuchungen von JAHN (1962, 1968) und RUNGE (1975, 1978) an Fichten-, Weißtannen-, Laubholz- und Kiefernstümpfen tritt Dacrymyces stillatus in der Optimalphase auf. Auf Baumstämmen gehört die Art jedoch zu den Erstbesiedlern.
Die Fähigkeit, auch längere Trockenperioden ohne Schaden zu überstehen, ermöglicht es den Dacrymyceten, Substrate zu besiedeln, die anderen Pilzen nicht oder noch nicht zugänglich sind. Die ökologische Bedeutung der Dacrymyces-Arten besteht daher zweifellos in der Primärzersetzung von Laub- und Nadelholz. Bevorzugt wird Nadelholz besiedelt. Der Befall von verbautem Holz durch Dacrymyceten ist wegen besserer antifungischer Schutzmaßnahmen stark zurückgegangen. D.stillatus ist gelegentlich auf nicht oder kaum imprägniertem Bauholz, z.B. Lattenzäunen, zu finden.

Die Vergesellschaftung von Dacrymyces-Arten mit anderen holzzersetzenden Pilzen wurde bisher kaum untersucht. Auffällig ist, daß Mischbestände mit Calocera-Arten recht häufig sind. Verschiedene Dacrymyces-Arten kommen jedoch nur sehr selten zusammen vor.

4. SPEZIELLE MERKMALE DER DACRYMYCES-ARTEN

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen konnten im mitteleuropäischen Raum elf Dacrymyces-Arten gefunden werden.
Die Artbeschreibungen erfassen die makroskopischen und die mikroskopischen Merkmale der Fruchtkörper. In Kurzbeschreibungen ist die Merkmalskombination jeder Art zusammengefaßt. Die anschließende ausführliche Darstellung ist nach folgenden Punkten gegliedert:

- Taxonomie
- Fruchtkörper, makroskopisch
- Sporen
- Hymenium
- Sterile Oberfläche
- Innere Hyphen
- Substrat
- Verbreitung

4.1 Dacrymyces stillatus Nees ex Fr.

Syst.mycol. 2(1): 230, 1822.

Fruchtkörper in zwei Formen vorkommend, in gemischten oder reinen Beständen.

A. Teleomorphe Fruchtkörper

Gesellig vorkommend, in dichten Beständen Grenzen der Individuen kaum erkennbar; Größe sehr unterschiedlich, bis 5mm Durchmesser erreichend; in Reinbeständen häufig kleiner (etwa 1mm Ø); Form jung immer pustelig, später pustelig bleibend oder abflachend oder unregelmäßige Formen mit gewellter, gelappter oder gefalteter Oberfläche bildend; Farbe im feuchten Zustand gelb, leicht transparent erscheinend; trocken gelb bis braun oder auch verschwindend; Konsistenz unterschiedlich gelatinös; im Alter zerfließend.

Sporen: länglich-oval, oft leicht gekrümmt; mit bis zu drei Septen; Größe sehr variabel, 13,5-17 (-19) x 5-7 (-8) µm; Wände und Septen nicht bis stark verdickt; unterschiedlich intensiv gelb gefärbt; Keimung mit Keimschläuchen oder mit Konidien (Ø 2-3µm, rund bis oval).

Septen der Hyphen ohne Schnallen.

Hymenium: die substratabgewandte Seite der Fruchtkörper einnehendoder auf deren oberen, flachen Teil beschränkt; ohne Dikaryophysen; Größe der Basidien sehr unterschiedlich, (25-)30-45 x 3-4 µm, gleichbleibend schmal oder apikal verbreitert (5,5-7µm); gefärbt.

Sterile Oberfläche: dem Substrat zugewandt oder die abhymenialen

Teile der Fruchtkörper einnehmend; gebildet von kaum oder nicht spezialisierten, dünnwandigen Hyphen; terminale Zellen 12-16 x 5µm, gegenüber den inneren Hyphen nicht oder nur wenig verbreitert; unterschiedlich intensiv gefärbt.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen dünnwandig, mit nur dünner Schleimschicht; Ø 2,5-3 µm; Färbung vom Subhymenium zur Basis abnehmend oder fast bis zur Basis gleichbleibend.

B. Anamorphe Fruchtkörper

Gesellig vorkommend, in dichten Beständen Grenzen der Individuen kaum erkennbar; Größe sehr unterschiedlich, Ø bis 3 mm, in manchen Beständen jedoch kaum 1 mm erreichend; Form jung immer pustelig, später meist pustelig bleibend, mit oft unregelmäßiger Oberfläche; definierbare Form im Laufe der Entwicklung verschindend; Farbe im feuchten Zustand leuchtend orange, manchmal auch gelb, nicht transparent (opaque), trocken rot bis rotbraun; Konsistenz unterschiedlich gelatinös; im Alter zerfließend.

Äußere Schicht der Fruchtkörper konidienbildend, den Fruchtkörper umfassend ausgebildet; Konidienbildung durch Aufreissen und Verschleimen der dicken Zellwand an den Septen; Konidien 11-15(-19) x 3-4(-5) µm, meist zweizellig, dickwandig, nach Ablösung der äußeren Zellwandschichten dünnwandig; intensiv gefärbt; Keimung mit Keimschläuchen oder Mikrokonidien (rund bis oval, 2-3 µm Ø); Färbung zur Basis hin nur leicht abnehmend.

Substrat: Laub- und Nadelholz

Verbreitung: weltweit in den nördlich-gemäßigten Breiten; in Mitteleuropa häufigste Art der Dacrymyceten.

Taxonomie

Dacrymyces stillatus ist die einzige Art der Dacrymyceten, von der mit Sicherheit bekannt ist, daß sie die Fähigkeit zur Bildung teleomorpher und anamorpher Fruchtkörper besitzt. Der anamorphe Fruchtkörper von Dacrymycella aurantiaca Reid besitzt zwar dacrymycetale Merkmale, doch ist die Zugehörigkeit zu einer Art noch unklar (REID, 1968, S.347ff.). Das Vorkommen zweier verschiedener Fruchtkörpertypen bei D.stillatus ist sowohl für die Taxonomie als auch für die Systematik von Bedeutung.

In seiner Beschreibung von D.stillatus führt FRIES (1822) Tremella deliquescens Bull. als Synonym an. DUBY (1830) tauscht die beiden Namen gegeneinander aus. In den meisten späteren Arbeiten wird Dacrymyces deliquescens als älterer Name beibehalten (z.B. NEUHOFF, 1936; KOBAYASI, 1939; KENNEDY, 1956). Während CORDA (1838) D.stillatus nur auf die anamorphe Fruchtkörperform bezieht, führt DONK (1964,1966) aus, daß durch die Beschreibung von FRIES (1822) beide Fruchtkörpertypen erfaßt werden. Im Gegensatz dazu sei Tremella deliquescens von BULLIARD (1789) weniger sicher auf beide Formen bezogen worden. DONK (1964) schlägt deshalb vor, den Namen D.deliquescens als "nomen dubium" zu verwerfen. Er vermutet, daß D.deliquescens nicht die gleiche Art wie D.stillatus sei, sondern als Synonym von D.lacrymalis (Pers.per S.F.Gray) Sommerf. zu interpretieren wäre (DONK,1966). Der gültige Name für die Art mit anamorphen und teleomorphen Fruchtkörpern sei demnach D.stillatus. KENNEDY (1956b) faßt dagegen D.stillatus als "nomen ambiguum" auf und begründet dies mit den häufigen, falschen Interpretationen. Diese Mißverständnisse beginnen bei TULASNE (1853),der

achtzellige Sporen für D.stillatus angibt. Auch FRIES (1974) ändert seine Auffassung der Art in diesem Sinne. Von BREFELD (1888) werden ebenfalls Sporen mit sieben Septen bei D.stillatus dargestellt. Die Identität von D.stillatus sensu TULASNE und sensu BREFELD ist noch nicht vollständig geklärt.(vgl. DONK, 1966). Möglicherweise handelt es sich dabei um D.tulasnei Neuhoff (DONK, 1966).

Anamorphe und teleomorphe Fruchtkörper von D.stillatus müssen nicht zusammen vorkommen. Von DONK (1966) werden die Formen, die keine Arthrosporen bilden, zu D.lacrymylis zusammengefaßt. Er erwähnt jedoch, daß die Formen von D.stillatus ohne anamorphe Fruchtkörper nicht zwangsläufig andere Arten sein müssen. BREFELD (1888) beschreibt zwei nah verwandte Arten von D.stillatus, die beide keine konidienbildenden Fruchtkörper besitzen: D. lutescens und D.cerebriformis. Da die Sporenmessungen von BREFELD nicht immer zu groß angesetzt sind und Typusmaterial fehlt, ist es schwierig,die Arten zu identifizieren. So gibt es für DONK (1966) zwei Möglichkeiten, D.lutescens zu interpretieren. Entweder ist D.lutescens eine sehr eng mit D.stillatus verwandte Art und nicht unterscheidbar, oder die Art ist aufgrund der wesentlich größeren Sporen gut von D.stillatus zu trennen. Eine Aufsammlung, die in ihren Merkmalen denen von D.lutescens Bref. entspricht, konnte bisher nicht gefunden werden. D.lutescens sensu NEUHOFF (1936) ist eine mit D.stillatus nah verwandte Art, die keine Arthrosporen bildet. In diese Verwandtschaft gehört nach NEUHOFF auch D.cerebriformis Bref.. In der Interpretation durch NEUHOFF entspricht D.lutescens Tremella lacrymylis Pers.

und L.stillatus var.2 Fr..

L.laccymella stellt demnach eine Gruppe nicht Arthrosporen bildender, mit L.stillatus eng verwandter Taxa dar, die nicht zu unterdrücken sind (MUNK, 1956). Weitere Studien müssen zeigen, ob L.laccymella als Art aufrecht erhalten werden kann.

Beziehung teleomorpher und anamorpher Fruchtkörper

Die Zusammengehörigkeit der beiden verschiedenen Fruchtkörperformen von L.stillatus zu einer Art konnte erstmals von TULASNE (1852) eindeutig belegt werden. Er beschrieb und zeichnete den Übergang von konidien- und sporidienbildenden Teilen innerhalb eines Fruchtkörpers. Über die Bedeutung der Konidien als vegetative Vermehrungseinheiten war er sich jedoch nicht im Klaren. Er konnte nur in einem Fall das Auskeimen einer Konidie mit einer dünnen Hyphe beobachten. TULASNE vermutete, daß das Hymenium durch Verflechtung in die "sterile" Form übergehen würde. BREFELD (1888) konnte dann durch ausführliche Reinkulturversuche die Zusammenhänge von anamorphen und teleomorphen Fruchtkörpern klären. Ihm fiel auf, daß am natürlichen Standort zwei Jahre lang Konidienbildende Fruchtkörper auftraten. Diese wurden im dritten Winter durch hymeniumtragende und gestielte Fruchtkörper abgelöst. Die teleomorphen Formen erschienen nur einen Winter lang, und BREFELD nahm an, daß dann das Substrat aufgebraucht wäre. Die Kulturen, die er aus Sporen anzog, zeigten nach mehreren Monaten fädige Strukturen, die denen der anamorphen Fruchtkörper entsprachen. Damit war "der Rest eines Zweifels aufgehoben, der über ihren genetischen Zusammenhang mit den Fruchtkörpern von Lacrymyces deliquescens nach Tulasne's

Beobachtungen immer noch geltend gemacht werden konnte" (BREFELD, 1888, S.149). Nach fast zwei Jahren deutete eine Gallertbildung an den Kulturen "das Auftreten des Hymeniums resp. das Erscheinen von Basidien " (S.151) an. BREFELD schließt daraus, daß die "Gemmenfrüchte den Basidienfrüchten, die zuletzt auftreten und die Entwicklung der Mycelien abschließen, vorangehen" (S.152). Durch die Kulturversuche konnte er auch die Funktion der Arthrosporen (=Gemmen) zur vegetativen Vermehrung eindeutig aufklären.

BREFELD faßte die Bildung teleomorpher Fruchtkörper als Abschluß der Entwicklung des Mycels im Substrat auf. Spätere Bearbeiter interpretierten die Arthrosporenbildung als Jugendstadium der Fruchtkörper, auf das erst die Basidienentwicklung folgt. So schreibt z.B. NEUHOFF (1936, S.40) bei D.deliquescens: "Einzige Art, die in der Jugend vielfach Hyphen bildet, die sich in mehr oder minder zylindrische Konidien (Oidien) ... zerteilen". Der Wechsel von der Konidien- zur Basidienbildung ist jedoch nicht typisch für die Individualentwicklung. Er ist nur in den weniger häufig vorkommenden, gemischten Fruchtkörper zu finden. In solchen Individuen kann auch der Übergang von der generativen zur vegetativen Fortpflanzung beobachtet werden. Meistens kann bereits aus jungen Entwicklungsstadien auf den späteren Fruchtkörpertyp geschlossen werden.

Fruchtkörper, makroskopisch

Teleomorphe und anamorphe Fruchtkörper können ohne mikroskopische Merkmale unterschieden werden.

Auffälligstes Unterscheidungsmerkmal ist die Farbe. Konidienbildende Fruchtkörper sind meist leuchtend orange und nicht durchscheinend gefärbt (opaque). Im Gegensatz dazu sind die basidienbildenden Fruchtkörper unterschiedlich gelb und durchscheinend gefärbt (transparent). Die rauhe Oberfläche anamorpher Fruchtkörper ist durch die ungleichmäßige Ablösung der Konidien bedingt. Die Oberfläche teleomorpher Fruchtkörper ist glatt.

Die Fruchtkörper variieren sehr stark (Abb.15,16,17). Die konidienbildenden Formen sind meistens etwas kleiner als die Basidienfruchtkörper der gleichen Aufsammlung (vgl. Abb.15a,b;Abb. 16). Die orangen Fruchtkörper sind einzel stehend meist pustelig (Abb.16b,d;Abb.15a), doch können bei dichten Verbänden auch unregelmäßige Formen resultieren (Abb.15c). In solchen Fällen sind die Individuen nicht mehr abzugrenzen. Besonders nach einer Trockenperiode ergeben sich irreguläre, z.B. sternartige Formen, die jedoch immer von einer pusteligen Ursprungsform ausgehen.

Auch die teleomorphen Fruchtkörper sind sehr unterschiedlich ausgebildet. Jüngste Entwicklungsstadien sind immer pustelig. Diese Grundform kann beibehalten werden (Abb.17c,d) oder es entwickeln sich abgeflacht pustelige (Abb.15b;Abb.16c) bis mehr oder weniger stark gewundene Fruchtkörper (Abb.15d;Abb.16b;Abb.17a,b). Die Abgrenzung von in Gruppen wachsenden Individuen ist oft nicht möglich (Abb.15d;Abb.17b,d).

Das Hymenium kann die substratabgewandte Seite der Fruchtkörper

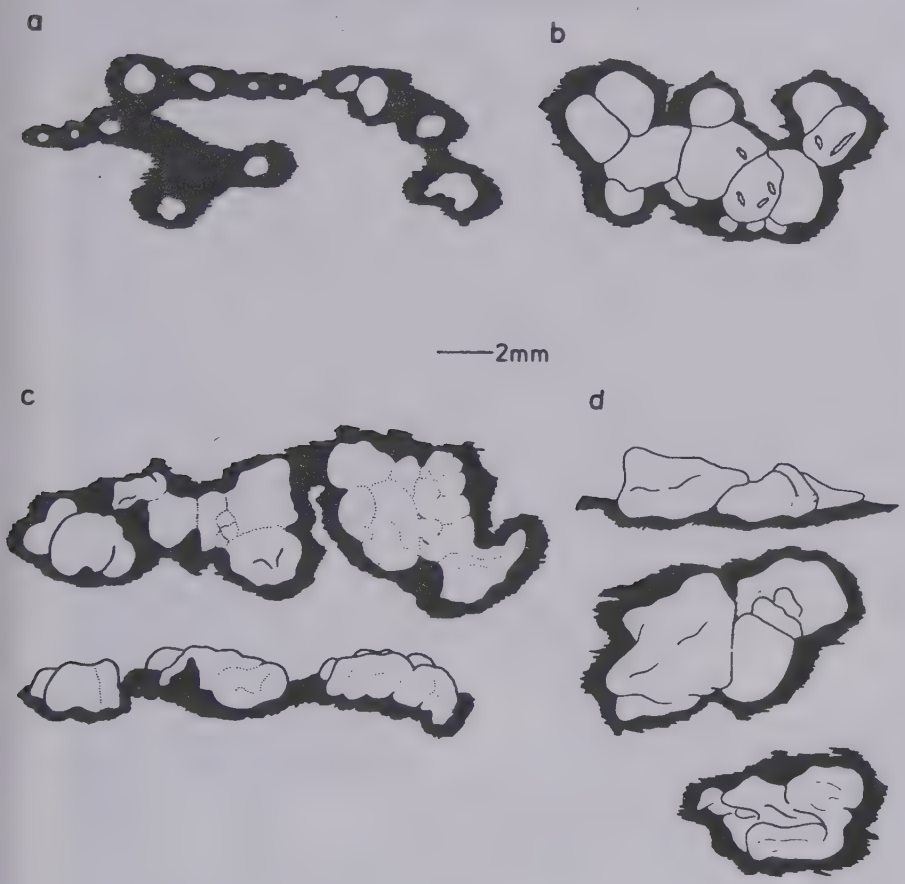
einnehmen oder deutlich emporgehoben sein. Dies ist makroskopisch durch die etwas rauhere Struktur des Hymeniums zu erkennen (Abb. 15e).

Basidien- und konidienbildende Fruchtkörper können nebeneinander oder getrennt vorkommen. Ein Fruchtkörper kann auch beide Formen aufweisen (Abb.16a). Bei solchen gemischten Individuen variieren Form und Farbe, wie oben beschrieben. Am linken Rand des in Abb. 16a dargestellten Fruchtkörpers wurden nur Basidien gebildet, während am rechten Rand nur Konidien zu finden waren. Zwischen diesen beiden Extremen war eine breite Übergangszone vorhanden. Die unterschiedliche Struktur und Transparenz der Oberfläche, von der auf Basidien oder Konidien geschlossen werden kann, ist in der Abbildung deutlich erkennbar.

Der Ausdruck D. "deliquescens", von DUBY als Artname verwendet, wird oft auf das Erscheinungsbild der ineinander übergehenden Fruchtkörper bezogen. Doch trifft das Wort "zerfließend" auch besonders gut auf die älteren Fruchtkörper zu: Im Endstadium der Ontogenie zerfließen die Individuen zu einem wässrigen, kaum mehr gefärbten, flachen Film. Besonders bei großen Einzelfruchtkörpern oder Gruppen ergeben sich deutlich sichtbare, schleimige Flecken, die einen Durchmesser von einigen Zentimetern erreichen können. Bei keiner anderen Dacrymyces-Art ist das Zerfließen im Alterszustand dermaßen ausgeprägt.

Farbe und Transparenz der Fruchtkörper kann durch Mycoparasiten beeinflußt werden. In Abb.17e ist ein mit Chytridiomyceten befallener, anamorpher Fruchtkörper abgebildet. Die weiße Strukturierung der Oberfläche ist durch den starken Parasitenbefall bedingt.

Abb. 15: Fruchtkörperformen von Dacrymyces stillatus



b,d,e: Teleomorphe Fruchtkörper

a,c: Anamorphe Fruchtkörper

a,b,d,e: GG 609

c: GG 618

Abb. 16: Verschiedene Fruchtkörperformen von Dacrymyces stillatus

a. Fruchtkörper mit anamorphem (rechts) und teleomorphem Teil (links); Maßstab 2 mm; GG 712.

b. Zwei teleomorphe Fruchtkörper oben rechts, unten links zwei anamorphe Fruchtkörper; Maßstab 2 mm; GG 573.

c. Teleomorpher Fruchtkörper; Maßstab 0,5mm; GG 319.

d. Anamorphe Fruchtkörper; Maßstab 1 mm; GG 574.

a
b
c

Abb. 17: Verschiedene Fruchtkörperformen von Dacrymyces stillatus

a-d : Teleomorphe Fruchtkörper

a: Maßstab 1 mm; GG 573.

b: Maßstab 0,5 mm; GG 711.

c: Maßstab 1 mm; GG 711.

d: Maßstab 0,5 mm; GG 653.

e : Mit Chytridiomyceten infizierter anamorpher Fruchtkörper; der parasitäre Befall ist an der rauhen Oberfläche erkennbar; Maßstab 1mm; GG 512.

a
b
c
d

Solche Fruchtkörper sind fester gelatinös als gesunde Individuen, obwohl sie wässriger erscheinen. Der Befall durch andere Mycoparasiten ist makroskopisch nur schwer zu erkennen. Gelegentlich tritt eine Entfärbung der Pilze auf.

A. Teleomorphe Fruchtkörper

Sporen

Als wesentliches Kriterium der Unterscheidung zu anderen, nah verwandten Arten (z.B. D.minor) werden häufig Sporenmerkmale wie Größe und Wandverdickungen angeführt. Die Variationsbreite der Sporengröße läßt eine Verwendung als Artcharakteristikum nicht zu. Die extreme Verdickung der Sporenwand und der Septen ist zwar auf D.stillatus beschränkt, doch ist dieses Merkmal nicht konstant. Neben Sporen mit deutlich verdickten Wänden und Septen sind auch solche ohne jegliche Verdickung zu finden (Abb. 19b.c). Gelegentlich ist die Sporenwand nur leicht verdickt (Abb.19a). Aufgrund zahlreicher Beobachtungen an Frischmaterial kann die Vermutung geäußert werden, daß die Verdickung von Wänden und Septen als Austrocknungsschutz bei ungünstigen Witterungsbedingungen angelegt wird. Zusammen mit der, bei anderen Dacrymyces-Arten nicht vorkommenden Vermehrung über anamorphe Fruchtkörper könnte dieser Schutzmechanismus das häufige Vorkommen von D.stillatus erklären.

Die Sporen von D.stillatus zeigen neben dem auch für andere Dacrymyces-Arten typischen Auskeimen durch Keimschläuche und Mikrokonidien noch eine dritte "Keimungs"-Form. Dickwandige Sporen können durch Trennung an den Septen in ihre Zellen verfallen. Das Kei-

mungsverhalten solcher "Teilsporen" wurde nicht untersucht. Ein Auseinanderfallen von Sporen ist nur noch von Femsjonia luteo-alba bekannt. Die Sporen, die bis zu 20 Septen besitzen, zerfallen in Einehiten mit 3-5 Zellen.
Die Bildung von Mikrokonidien erfolgt an mehr oder weniger langen Auswüchsen (Abb.24b-d). Die Konidiophoren können zickzackartig geformt oder gerade sein (Abb.24c). Die Mikrokonidienbildung erfolgt so lange, bis daß Plasma der Bildungszelle aufgebraucht ist und diese kollabiert (Abb.24d).

Hymenium

Auf die unterschiedliche Ausdehnung des Hymeniums in Abhängigkeit von der Fruchtkörperform wurde bereits hingewiesen.
Es können verschiedene Basidienformen unterschieden werden. Neben kurz-gedrungenen (Abb.20a,b) sind langgestreckte, schmale Basidien zu finden (Abb.24a). Die Basidien können sich zu ihrem apikalen Ende hin deutlich verbreitern (Abb.20a,b;Abb.22d;Abb. 25c) oder schmal bleiben (Abb.24a). Zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle Übergänge.
Die Entwicklung von der Probasidie bis zur kollabierten Basidie nach der Sporenabschleuderung verläuft einheitlich (Abb.19d-g, i,k). Junge Basidienstadien besitzen einen homogenen Inhalt (Abb.19d-g). Die Anlage der Sterigmen deutet sich zuerst durch eine leichte Anschwellung beiderseites des Apex der Probasidie an (abb.19f,g). Während der Vergrößerung der Sterigmen werden die feinen Öltröpfchen zu größeren Einheiten zusammengelagert (Abb.19d,e,g,i,k).An der Basis der Basidie wird eine Vakuole angelegt, die durch ihr zunehmendes Volumen die Kerne und das

Cytoplasma in die Sterigmen und die Sporen drückt (vgl. TU et al.,1977).

Die Bildung der beiden Sporen an den Sterigmen erfolgt nicht immer synchron (Abb.19i;Abb.24a). Die Sporen werden abgeschleudert, wenn ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist. Sie sind dünnwandig und unseptiert. Nur in seltenen Fällen ist eine septierte Spore auf dem Sterigma zu finden. Möglicherweise lag hier ein defekter Abschleuderungsmechanismus vor (Abb.22a).Die Verdickung der Sporenwände setzt meistens erst nach der vollständigen Septierung ein.

Die Basidie mit zwei Sterigmen ist das Kennzeichen aller Dacrymyceten. Häufig sind jedoch Basidien mit drei Sterigmen zu finden. Basidien mit vier Sterigmen sind sehr selten. Solche Abweichungen treten vorwiegend in Randbereichen des Hymeniums auf. Sie können vereinzelt (Abb.22a,b), aber auch gehäuft vorkommen (Abb.22d). Basidien mit drei Sterigmen sind auch bei anderen Dacrymyces-Arten nachgewiesen worden. Ein Sporenansatz ist selten zu beobachten (Abb.22d). Das Vorkommen gegabelter Sterigmen war bisher bei Dacrymyceten nicht bekannt und konnte nur ein einziges Mal beobachtet werden (Abb.22d).

OBERWINKLER (1965) berichtet von gegabelten Sterigmen bei anderen Vertretern der Heterobasidiomyceten. Die Arten besaßen ursprünglich vier Sterigmen. OBERWINKLER interpretiert die bifurcaten Sterigmen als Folge einer vorverlegten Sekundärsporenbildung. Solche Formen würden damit zwischen Vertretern mit viersporigen Basidien und Sekundärsporenbildung und Arten mit achtsporigen Basidien ohne Sekundärsporenbildung vermitteln.

Die Länge der Sterigmen ist abhängig von der Lage der Basidie innerhalb des Hymeniums. Die Sterigmen sind immer so lang, daß sie die Sporen über die Fruchtkörperoberfläche herausheben können. Da die Anlage von Basidien nur in einem begrenzten Bereich des Fruchtkörpers möglich ist, schwankt die Sterigmenlänge innerhalb eines vorgegebenen Rahmens. Als Merkmal zur Artcharakterisierung ist sie nur bedingt geeignet.

In einigen Fällen konnte bei D.stillatus die extreme Sterigmenlänge von 10o µm gemessen werden (Abb.23a,b). In gemischten Fruchtkörpern ist diese Länge damit zu erklären, daß die Sterigmen die dicke, konidienbildende Schicht durchdringen müssen (Abb.23b). Werden bei extrem feuchten Witterungsbedingungen die Fruchtkörper von einem Wasserfilm überdeckt, müssen die Sterigmen diesen durchwachsen, um die Sporen an der Luft freisetzen zu können. Damit sind die sehr langen Sterigmen von Basidien im oberen Hymeniumsbereich erklärbar (Abb.23a; OBERWINKLER, persönliche Mitteilung). Verschwindet der Wasserfilm bevor die Sporen abgeschleudert wurden, legen sich die bereits ausgebildeten Sterigmen dem Hymenium auf (Abb.25c).

In gemischten Fruchtkörpern werden die Basidien gelegentlich an kurzzelligen Hyphen angelegt (Abb.20b;Abb.22c). Mit einer Safraninfärbung nach BANDONI (1979) konnten die beiden Kerne der Hyphen sichtbar gemacht werden. Der Kern in der Spore wurde ebenfalls angefärbt, während die degenerierenden Restkerne in der Basidie nicht zu sehen sind (Abb.22c).

Obwohl von McNABB (1973) und REID (1974) einfache, unverzweigte Dikaryophysen bei D.stillatus beschrieben wurden, konnten diese in keinem der untersuchten Fruchtkörper nachgewiesen werden.

Es wurde festgestellt, daß alle Hyphen des Hymeniums bei der Basidienbildung aufgebraucht werden. Vermutlich wurden von McNABB und REID junge, noch sterile Teile des Hymeniums als Dikaryophysen interpretiert.

Sterile Oberfläche

Auch bei der Beschreibung der sterilen Oberfläche muß auf die Variationsbreite der Merkmale hingewiesen werden. Entsprechend der Ausdehnung des Hymeniums ist der sterile Bereich auf die substratzugewandte Seite der Fruchtkörper beschränkt und liegt dem Substrat auf, oder er hebt das Hymenium deutlich über das Substrat empor.

Allen Formen gemeinsam ist die Dünnwandigkeit der Zellen. Unterschiede ergeben sich bezüglich der Länge und Breite der Zellen sowie dem Grad der Verzweigung.

In der Abb.21a ist ein Ausschnitt der sterilen Oberfläche eines Fruchtkörpers dargestellt, in dem sowohl Basidien als auch Konidien gebildet wurden. Hier gleichen die terminalen Zellen in Form und Größe sehr den Konidien, ohne jedoch wie diese abgelöst zu werden. Gegenüber den aus dem Inneren kommenden Hyphen sind die terminalen Zellen verkürzt und verdickt. An den Septen sind die Zellen teilweise deutlich verschmälert. Die Verschleimungen, wie sie für konidienbildende Schichten typisch sind, fehlen hier. Neben den bis zu 4 µm dicken und bis zu 12 µm langen Zellen sind auch schmälere Hyphen (Ø bis 2,5 µm) vorhanden. Die Hyphen sind besonders in den oberen Teilen sehr stark verzweigt. Anastomosen verlaufen teilweise über größere Strecken (bis 50 µm) und tragen so zu einer Festigung des Fruchtkörpers

bei.

Die sterile Oberfläche kann auch nur von schmalen, langgestreckten Hyphen gebildet werden (Abb.25d). Der Hyphendurchmesser beträgt 2-4 µm. Schmälere Hyphen überwiegen. Gelegentlich ist die Endzelle verbreitert oder sie dünnt zum apikalen Ende aus. Die Hyphen sind nicht so stark verzweigt. Anastomosen verlaufen nur über kurze Bereiche (bis 15 µm).

Im dritten Beispiel (Abb.25a) liegt eine deutliche Differenzierung der Endzelle oder der beiden terminalen Zellen gegenüber den sie tragenden Hyphen vor. Der Durchmesser erweitert sich von 2 auf 4 µm. Die Endzelle ist gleichmäßig oder nur apikal verdickt. Sehr auffällig ist die Bildung dünner Fortsätze, die mit anderen Endzellen Anastomosen bilden können. Solche Auswüchse sind nicht nur am Apex der Endzelle zu finden. Sie werden auch von anderen Zellen gebildet, und zwar vorwiegend in der Nähe von Septen. Unterschiedliche lange Anastomosen mit einem Durchmesser, der dem der Hyphen entspricht, sind ebenfalls vorhanden. Wie auch beim ersten Beispiel wird durch die Anastomosenbildung eine Vernetzung der sterilen Schicht erreicht. Während beim gemischten Fruchtkörper (Abb.21a) die Hyphenverbindungen nur unterhalb der Schicht der leicht differenzierten Endzellen ausgebildet sind, liegt beim Fruchtkörpertyp der Abb.25a eine Vernetzung der Endzellen vor.

Fruchtkörper-Inneres

Im Gegensatz zum Hymenium und zur sterilen Oberfläche ist die Variationsbreite der Hyphen im inneren Fruchtkörper gering. Unterschiede sind nur in der Färbung der Hyphen ausgeprägt.

Während in typischen teleomorphen Fruchtkörpern, d.h. solchen, die gemeinsam mit anamorphen Formen vorkommen, die Farbe vom Subhymenium zur Basis hin kontinuierlich abnimmt, ist die Färbung bei anderen Individuen nahezu gleichbleibend (Abb.24g). Anamorphe (Abb.27a) und teleomorphe Fruchtkörper sind im Inneren gleichartig aufgebaut. Die bis zu 3 µm dicken Hyphen sind nicht dickwandig und von einer dünnen Schleimschicht umgeben. Durch Anastomosen sind die Hyphen stark vernetzt. Sonderbildungen, wie z.B. dickwandige Chlamydosporen kommen bei teleomorphen Fruchtkörpern nur selten vor.

Der Rand der wurzelnden Basis wird von unterschiedlich breiten Hyphen gebildet (Abb.23c,d). Es liegen keine besonderen morphologischen Differenzierungen vor. Die Hyphen sind entweder gleichmäßig dick (Abb.23c), oder sie sind an den Septen leicht aufgeblasen. Die Zellwände sind nicht verdickt und nicht verschleimt.

Fruchtkörperentwicklung

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß innerhalb des Ontogeniezyklus die Bildung von Konidien nicht zwangsläufig der Basidienbildung vorausgehen muß. Nur aus der Untersuchung gemischter Fruchtkörper kann auf eine derartige Abfolge geschlossen werden. Die Zergliederung von Basidien und damit die Umwandlung teleomorpher in anamorphe Formen ist ebenfalls bekannt (OBERWINKLER, unveröffentlicht). Beide Formen sind bereits in jungen Entwicklungsstadien unterscheidbar.

Gerade aus dem Holz austretende, jüngste Fruchtkörperanlagen werden von Hyphen gebildet, deren Durchmesser und Zellänge sehr variabel ist (Abb.21d). Solche Anlagen besitzen bereits die gelbe

Farbe der ausgewachsenen Fruchtkörper. Im nächsten Entwicklungsstadium sind die Zellen gestreckt und fast gleichmäßig breit (Abb.21c).Die Hyphen sind stark verzweigt. Zwischen der substratabgewandten (Abb.21c) und der substratzugewandten Seite (Abb.21b) sind keine signifikanten Unterschiede festzustellen. Da sich die Fruchtkörper bei günstigen Umweltbedingungen sehr schnell entwickeln und unabhängig von ihrer Größe mit der Basidienbildung beginnen, sind Entwicklungsstadien mit dicken Zellwänden (Abb.20c) erstaunlich. Möglicherweise ist dies auf eine Phase mit schlechten äußeren Bedingungen zurückzuführen. Die Anlage des Hymeniums wird durch die Ausbildung keulenartig geformter, stark gefärbter Zellen angekündigt. Diese Zellen können als Probasidien aufgefaßt werden (Abb.20d). Im jungen Hymenium sind die Probasidien im Gegensatz zu denen des reifen Hymeniums kurz und gedrungen. Im Subhymenium sind die Verzweigungen der Hyphen zahlreich. Die Morphologie des jungen Fruchtkörpers deutet auf weiteres Wachstum hin.

Abb. 18: Schematische Längsschnitte durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstadien mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces stillatus)

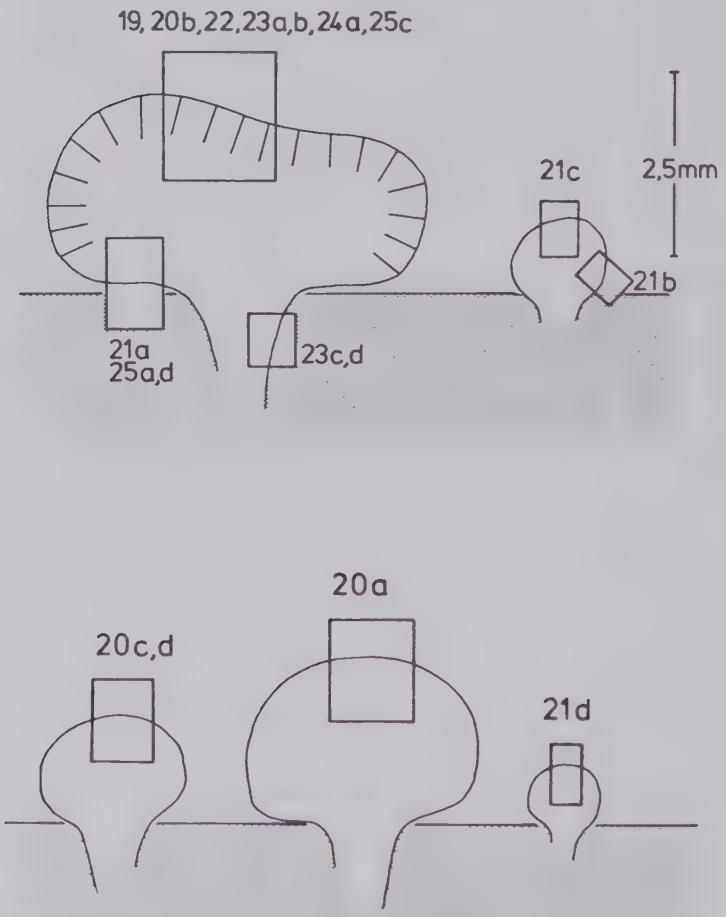


Abb. 19 a-c: Sporen (a: GG 493; b: GG 611; c: GG 659)
d-k: Basidienentwicklung (d-h,k: GG 177; i: GG 261)

Abb. 20 a: Junges Hymenium (GG 185)
b: Basidie im gemischten Fruchtkörper (GG 528)
c,d: Fruchtkörperentwicklungsstadien (c: GG 177; d: GG 190)

Abb. 21 a: Sterile Oberfläche (GG 712)
b-d: Fruchtkörperentwicklungsstadien (b: GG 199; c,d: GG 185)

Abb. 22 a,b,d: Beispiele anormaler Basidien (a: li GG 288, re GG 190; b: GG 177; d: GG 403)
c: Basidie im gemischten Fruchtkörper (GG 252)

Abb. 23 a,b: Basidien mit überlangen Sterigmen (a: GG 194; b: GG 252)
c,d: Ausschnitte der wurzelnden Basis (c: GG136; d: GG178)

Abb. 24 a: Hymenium (GG 493)
b-d: Sporen (b: GG 571; c: GG 563; d: GG 675)
e: Konidienbildende Schicht (e-g: GG 685)
f: Losgelöste Konidien
g: Inneres eines anamorphen Fruchtkörpers

Abb. 25 a: Sterile Oberfläche (GG 703)
b: Fruchtkörper-Inneres (GG 252)
c: Hymenium (GG 611)
d: Sterile Oberfläche (GG 616)

Abb. 19

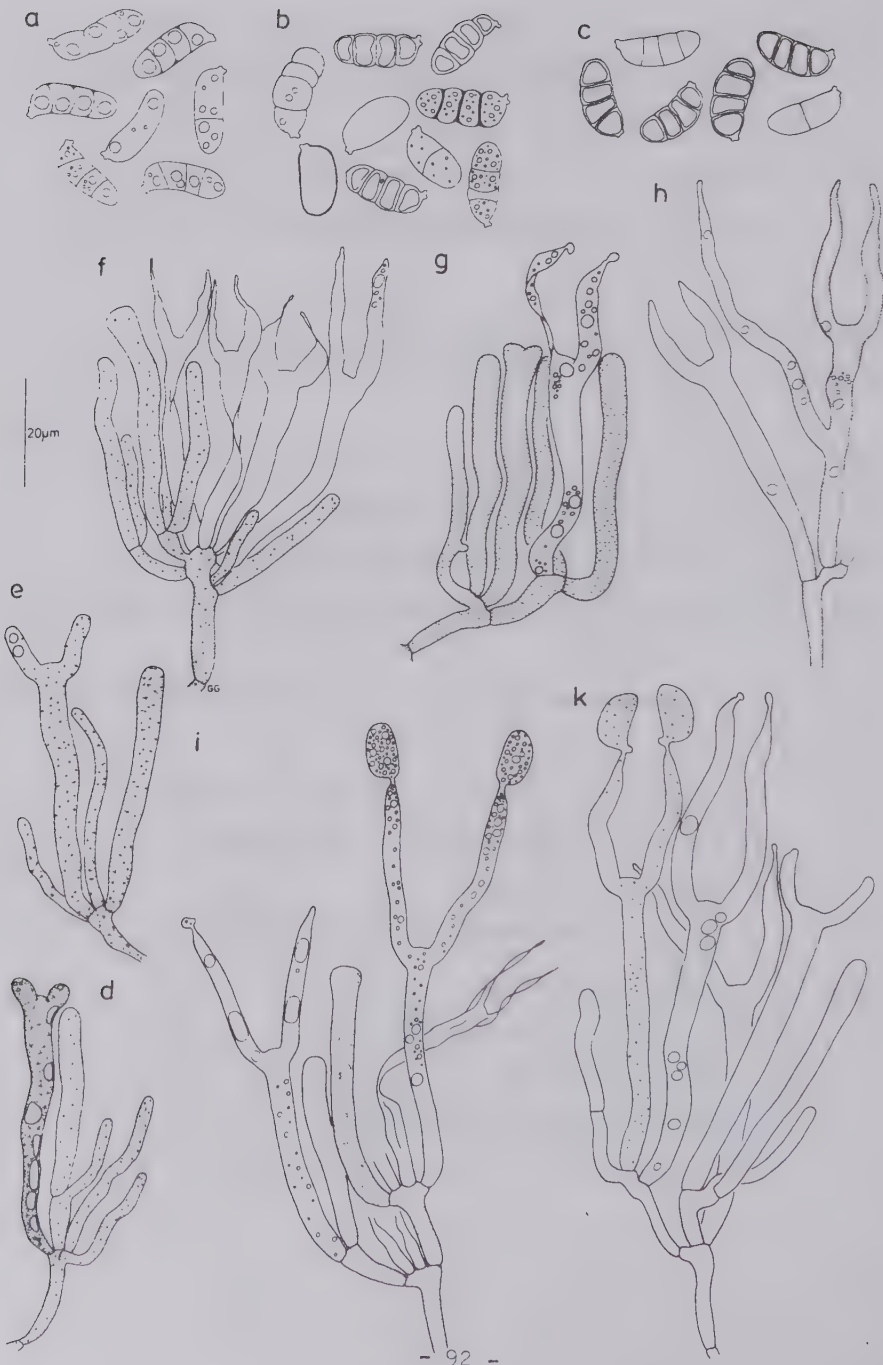


Abb. 20

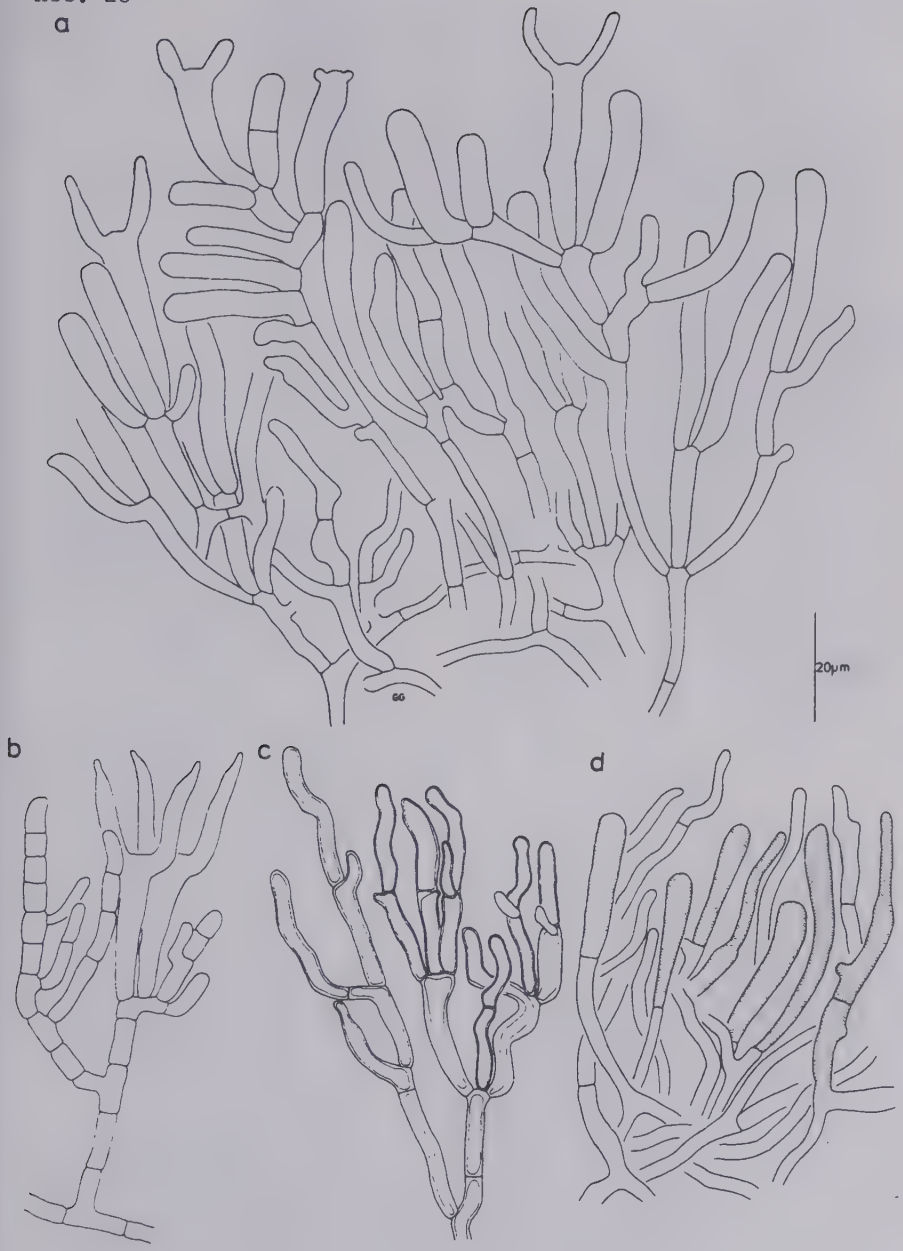


Abb. 21

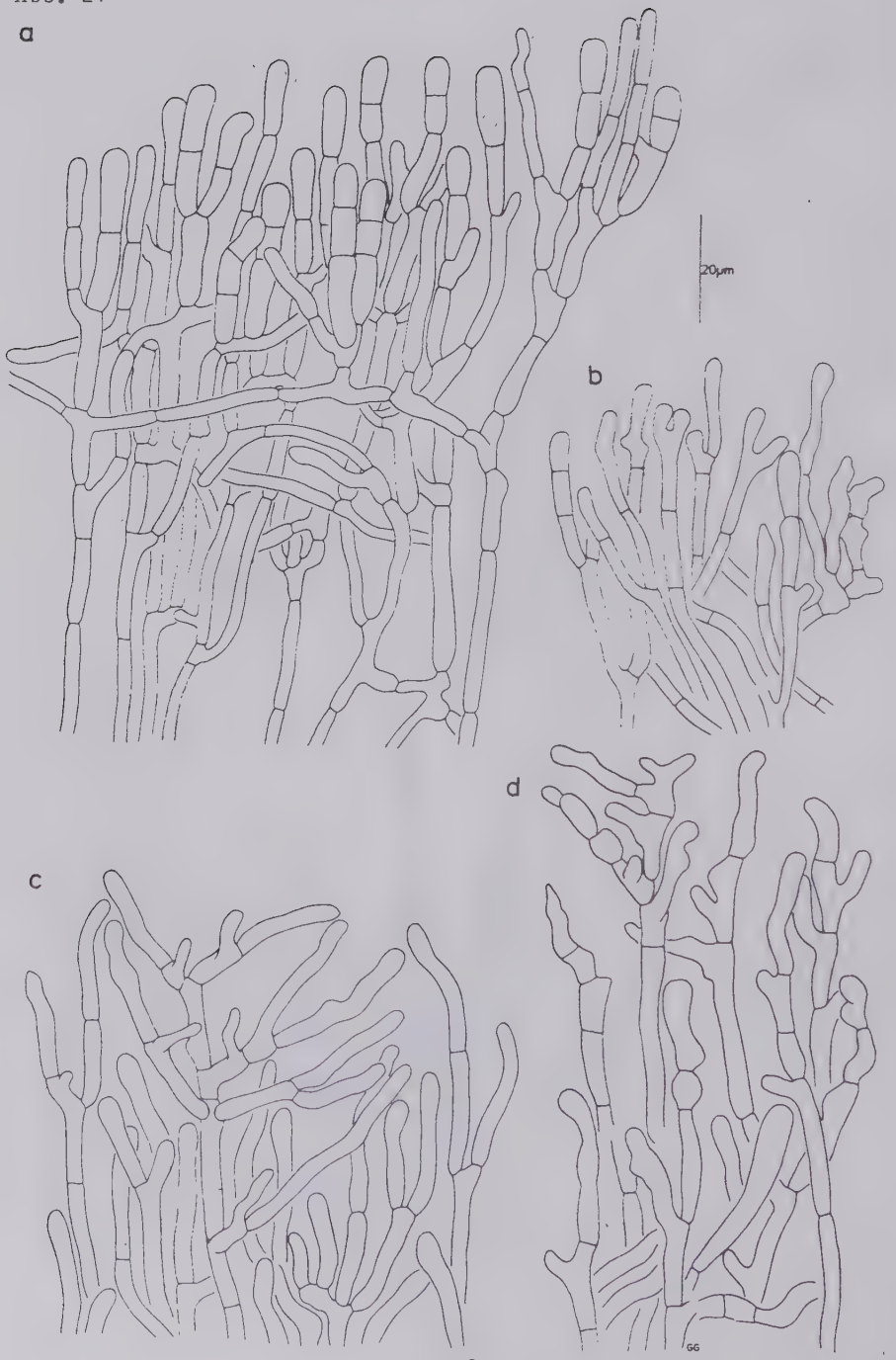


Abb. 22

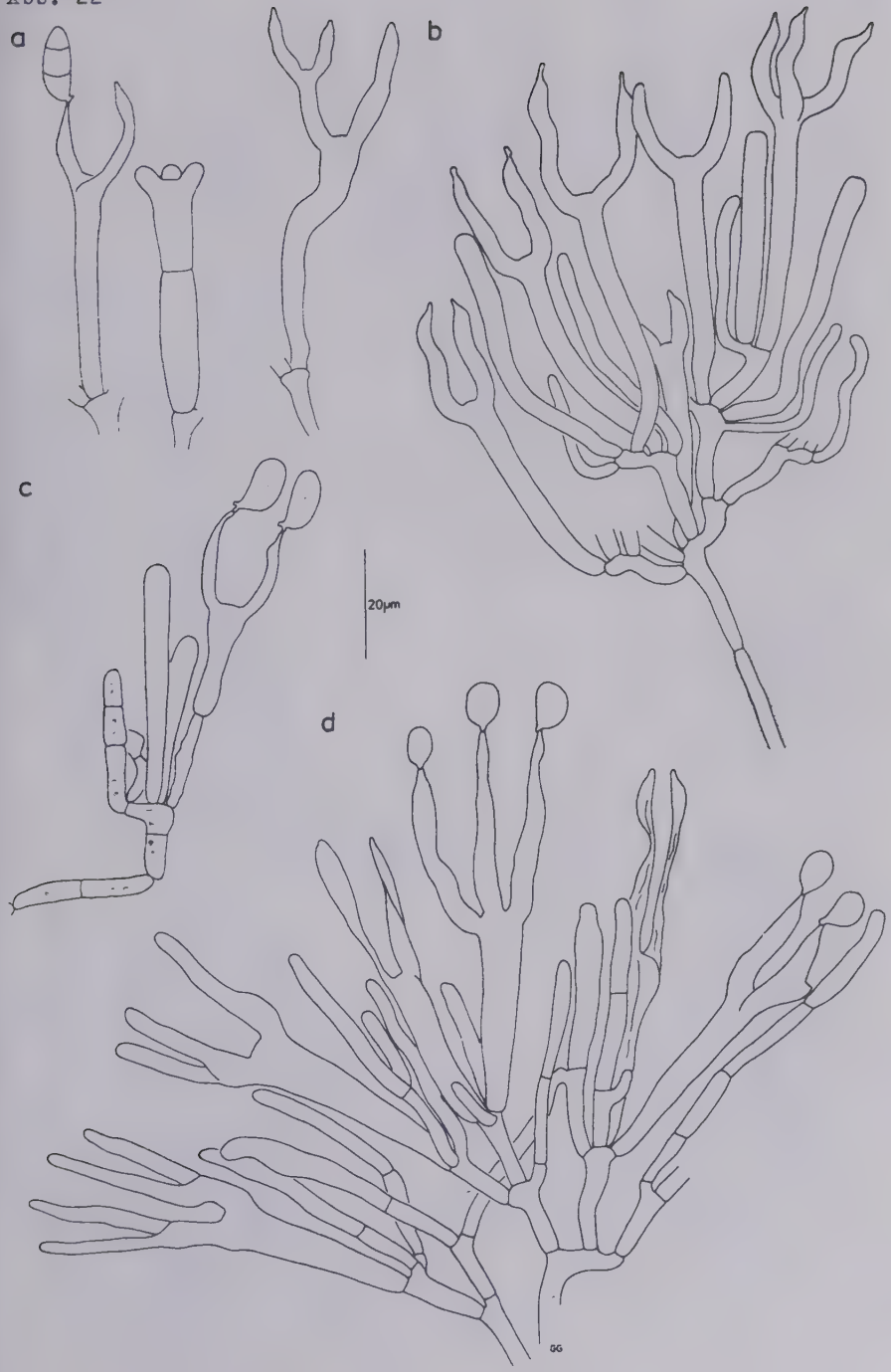


Abb. 23

Abb. 24

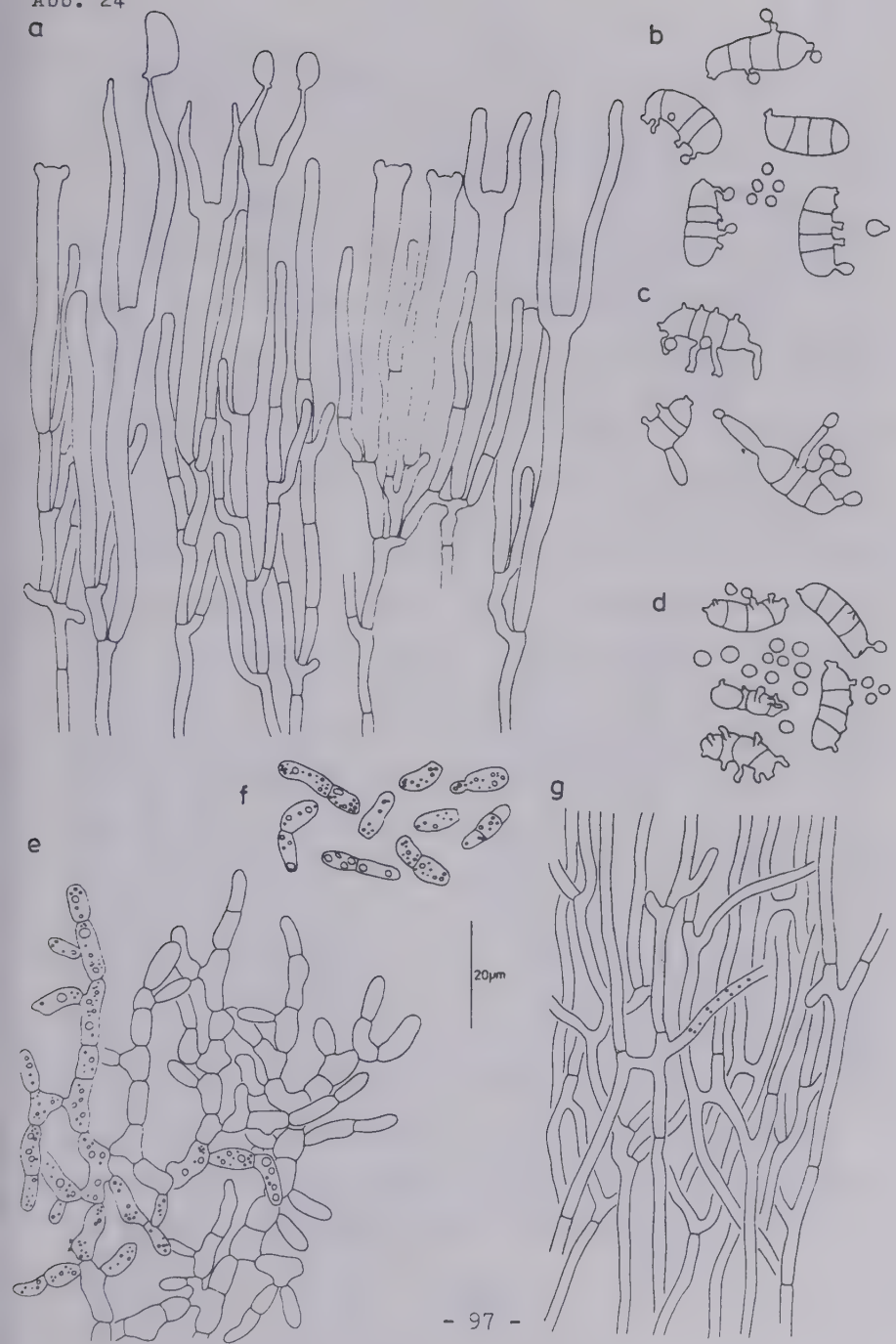
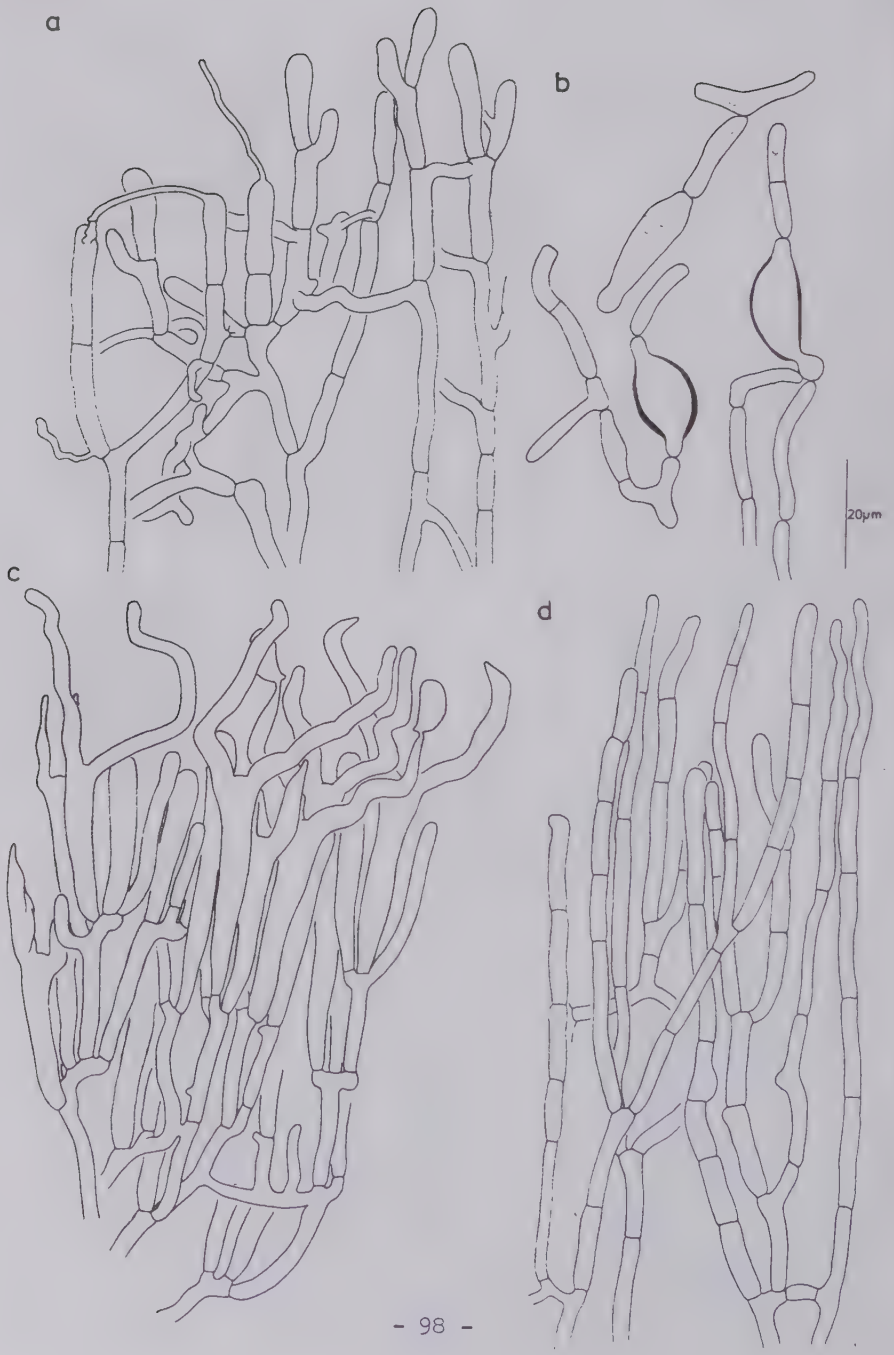


Abb. 25



B. Anamorphe Fruchtkörper

Die große Variationsbreite, wie sie bei den teleomorphen Fruchtkörpern vorliegt, ist bei den anamorphen Formen nicht zu finden.

Der Aufbau anamorpher Fruchtkörper ist relativ einfach. Die gesamte Oberfläche wird von der konidienbildenden Schicht eingenommen, so daß keine sterile Oberfläche ausgebildet ist.
Es lassen sich zwei Typen anamorpher Fruchtkörper unterscheiden. Der erste Typ besitzt kleine, pustelige, intensiv gelb gefärbte Fruchtkörper. Die ebenfalls gelben Konidien lösen sich von kurzzelligen, etwa 3 µm dicken Hyphen ab (Abb.24e). Die Zellwände sind kaum verschleimt. Die losgelösten Thallokonidien (Abb.24f) sind ein- oder zweizellig und besitzen eine meist unregelmäßige Form. Die Keimung der Konidien konnte bisher nicht untersucht werden. Im Fruchtkörperinneren sind öfters chlamydosporenähnliche Zellen zu finden (Abb.25b). Diese Zellen besitzen einen Durchmesser von bis zu 10 µm, während die Hyphen etwa 3 µm dick sind. Die Zellwand der Chlamydosporen ist verdickt und dünnt zu Ausstülpungen an den Zellenden hin aus. Dieser Typ anamorpher Fruchtkörper wurde in der Literatur bisher nicht erwähnt. Es ist nicht zu sagen, ob diese Form zu der Variationsbreite von D. stillatus s.str. zu rechnen ist, oder ob sie eine eigene Art darstellt. Weitere Arbeiten müssen die Konstanz der Merkmale überprüfen. In die Überlegungen sind auch die Merkmale des dazugehörigen Typs teleomorpher Fruchtkörper mit einzubeziehen.

Wesentlich häufiger und als der eigentliche Typ anamorpher Fruchtkörper von D.stillatus aufzufassen ist die Form mit leuchtend orangen Fruchtkörpern. Die Konidien werden an einfachen,

dickwandigen, wenig verzweigten Hyphen gebildet. Die Ablösung der Konidien erfolgt durch die Auflösung der Zellwand und die Trennung der Zellen an den Septen (Abb.27b). An den dickwandigen Hyphen erfolgt zunächst eine Verschleimung der äußeren Zellwandschichten an den Septen. Den Hyphen liegt die abgestoßene Zellwand schollenartig auf. Bei voll entwickelten Konidien ist sie meistens nicht mehr vorhanden. Bei der Auflösung der Zellwand spielen vermutlich chemische Einwirkungen eine Rolle. Die dünnwandigen Konidien sind fast immer zweizellig. Beide Zellen sind etwa gleich groß und gleichartig geformt. Die Verbreitung der Thallokonidien erfolgt passiv durch Einwirkung von Regen (WEBSTER, 1983).

In der abgelösten Konidienmasse sind häufig Bildungen zu finden, wie sie in Abb.28a dargestellt sind. Die Zellen sind nur noch über einen dünnen Steg miteinander verbunden. Dieser Verbindung liegen noch Zellwandreste auf (Abb.28a, unten rechts und links). Andere Konidien besitzen zu den Nachbarzellen keinen Kontakt mehr, werden von Zellwandresten aber noch zusammengehalten.

Die Thallokonidien werden an dickwandigen Hyphen gebildet. Die verdickten Zellwände verschleimen zum Fruchtkörperinneren zu immer mehr. Schließlich sind nur noch schollenartige Wandreste an den Septen zu finden (Abb.27a). Die dünnwandigen Hyphen sind etwa 3 µm dick und durch Anastomosen miteinander verbunden.

In der wurzelnden Basis sind die Zellwände der Hyphen verdickt oder verschleimt (Abb.27c). Der Hyphendurchmesser kann 4 µm erreichen. Am Rand der "Wurzel" sind nur dickwandige Hyphen zu finden (Abb.27d). Die Verschleimung der Zellwände nimmt zur Frucht-

körpermitte hin zu.

Gelegentlich sind im Inneren der Fruchtkörper besondere Zelldifferenzierungen zu finden. Die Zellen sind meistens aufgeblasen (bis 15 µm). Die Zellwand kann stark verdickt sein (Abb. 27e), das Zellumen ist teilweise eingeengt. Andere Hyphen sind ungleichmäßig aufgeblasen und dünnwandig (Abb.27f). Die Bedeutung solcher Zellen ist nicht geklärt. Dickwandige Formen zeigen Ähnlichkeiten mit in Kultur gebildeten Chlamydosporen.

Die Keimung der Arthrosporen kann durch Keimschläuche oder mit Mikrokonidien erfolgen. Die Mikrokonidienbildung kann bereits einsetzen wenn die Thallokonidien noch nicht aus dem Hyphenverband herausgelöst wurden (Abb.28c;Abb.29c). Die Keimung durch Mikrokonidien ist bei günstigen Witterungsbedingungen auch bei Frischmaterial zu beobachten. Auf künstlichem Medium keimten die Konidien mit Keimschläuchen aus (Abb.28e). An den Keimhyphen wurden Mikrokonidien abgegliedert.

Die Mikrokonidienbildung erfolgt an kurzen Konidiophoren. Diese zeigen eine bevorzugte Lage in Septennähe (Abb.28b,c,d,f; Abb. 29c). Die Konidienträger sind unterschiedlich lang und dick (vgl. Abb.28b und 28f). Durch wiederholte Konidienbildung und sympodiales Wachstum erhalten die Konidiophoren eine zickzackartige Form (besonders deutlich bei Abb.28f). Die Mikrokonidien können einzeln aufsitzen oder zu mehreren zusammen liegen (Abb.28c).

Die offensichtlich passiv abbrechenden Mikrokonidien sind wie die Thallokonidien dikaryotisch. Dies konnte mit einer Safraninfärbung (BANDONI, 1979) nachgewiesen werden (Abb.29e).

In wässrigem Milieu schwollen die Mikrokonidien auf ein Mehr-

faches ihres ursprünglichen Volumens an. An den beiden Polen wurden dann eine bis zwei Zellen durch Sprossung abgegliedert (Abb.29d). Das hefeartige Wachstum war in den Kulturen nur wenige Stunden lang zu beobachten. Die Hefephase wurde dann von der Keimung mit Keimschläuchen abgelöst (Abb.29a,b). An den Hyphen bildeten sich wiederum Mikrokonidien, die das gleiche Keimungsverhalten zeigten, wie die an Arthrosporen abgegliederten Konidien. (Zur Keimung der Mikrokonidien siehe auch Kap. 3.3.2).

Abb. 26: Schematische Längsschnitte durch verschiedene anamorphe Fruchtkörper mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces stillatus)

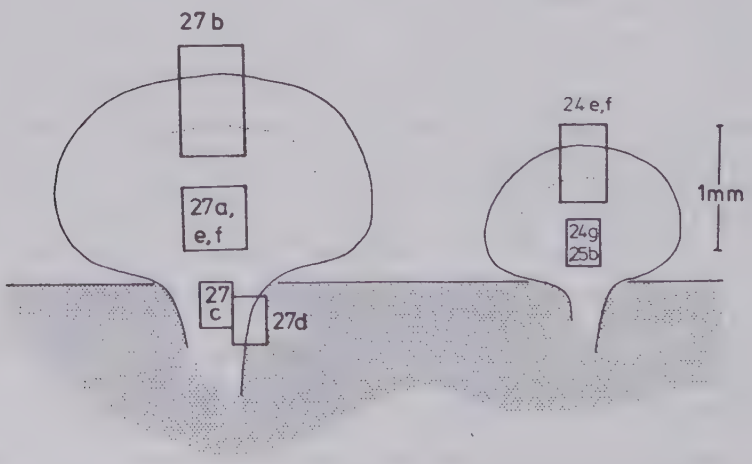


Abb. 27 a: Fruchtkörper-Inneres (GG 568)

b: Konidienbildung (GG 568)

c: Wurzelnde Basis, Mitte (GG 185)

d: Wurzelnde Basis, Seite (GG 568)

e,f: Sonderformen des Fruchtkörper-Inneren (GG 409, 177)

Abb. 28 a: Konidienbildung (GG 570, unten GG 568)

b-d,f: Mikrokonidienbildung an Arthrosporen (b,c: GG 539, d: GG 537, f: GG 619)

e: Keimung durch Keimschläuche (GG 537)

Abb. 29 a,b,d,e: Keimung der Mikrokonidien (a: GG 537, b,d: GG 533, e: GG 536)

c: Mikrokonidienbildung an Arthrosporen (GG 539)

Abb. 27

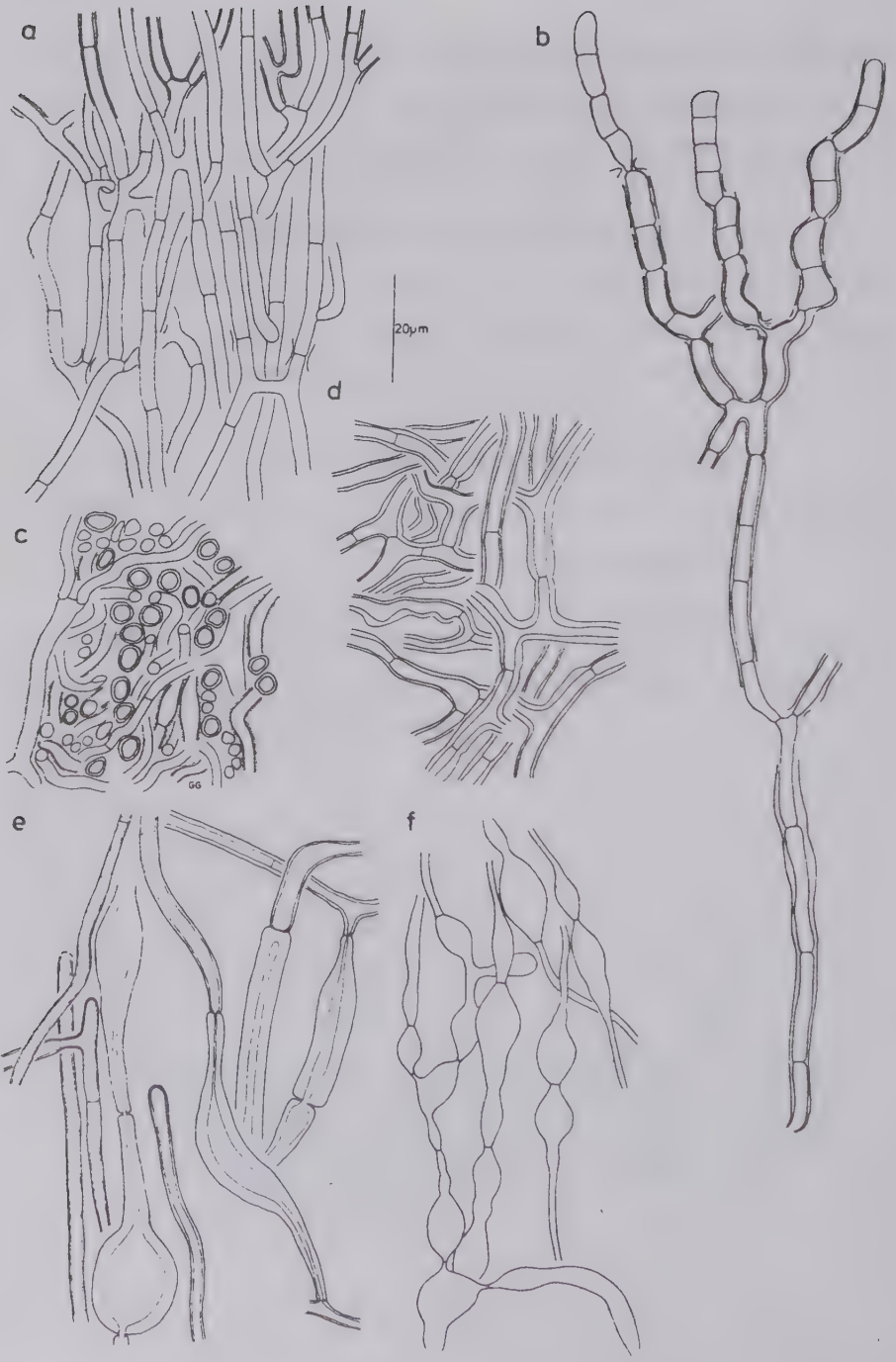


Abb. 28

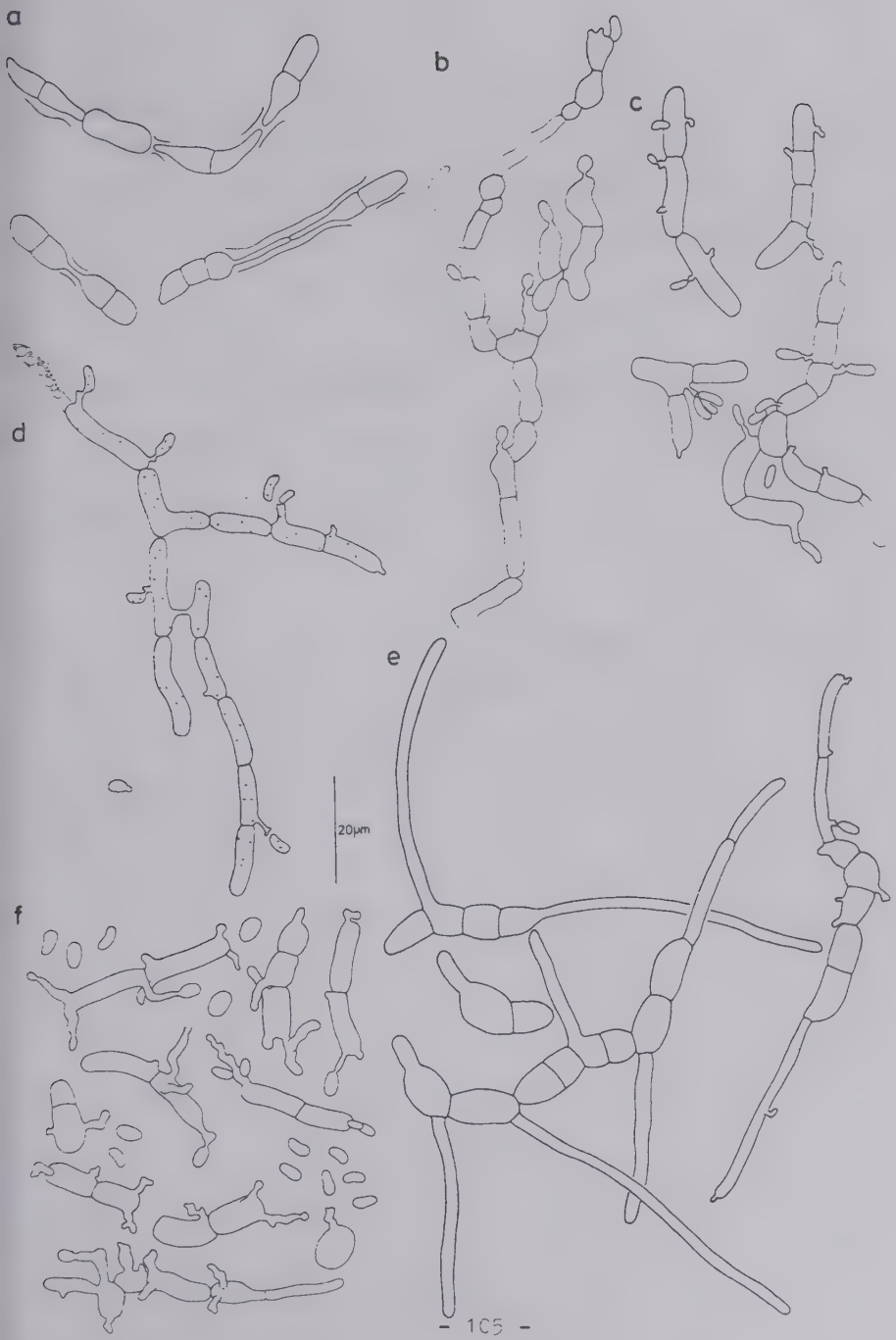


Abb. 29

Substrat

Dacrymyces stillatus wächst auf Nadel- und Laubholz. Bevorzugtes Substrat ist Nadelholz,wobei die Art häufig zu den Erstbesiedlern gehört. Eine Korrelation zwischen dem Substrat und der unterschiedlich ausgeprägten Fruchtkörpermorphologie war nicht erkennbar.

Verbreitung

In den nördlich-gemäßigten Zonen ist D.stillatus weit verbreitet. In Mitteleuropa ist sie die am häufigsten vorkommende Dacrymyceten-Art. Funde in tropischen und subtropischen Regionen sind selten (REID, 1974).

4.2 Dacrymyces minor Peck

Rep.N.Y.St.Mus.nat.Hist. 30:49,1878.

Fruchtkörper: gesellig, in Gruppen vorkommend, nicht zusammenwachsend; ø 0,5-1,2 mm; Form pustelig; Oberfläche glatt; schmale wurzelnde Basis; Farbe im feuchten Zustand gelb bis schmutziggelb, oft mit grünlichem Stich, trocken ocker oder Fruchtkörper verschwindend; Konsistenz weich gelatinös.

Sporen: länglich-oval, leicht gekrümmt; mit bis zu drei Septen; 13-15 x 5-7 µm; gelblich gefärbt; Septen und Wände selten verdickt; Keimung mit Konidien (oval, 4 x 2 µm) oder mit Keimschläuchen.

Septen der Hyphen ohne Schnallen.

Hymenium: den vom Substrat abgewandten Teil der Fruchtkörper einnehmend; ohne Dikaryophysen; Basidien ohne besondere Merkmale, 30-45 x 3-4 µm basal, 5-7 µm apikal.

Sterile Oberfläche: dem Substrat zugewandt; gebildet von kurzzelligen Hyphen (± 19 x 3-4 µm) mit verlängerter Endzelle, die apikal leicht ausdünnen kann (45-55 x 3-3,5 µm basal, 2-3 µm apikal).

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen dünnwandig, kaum verschleimt; ø 2,5-3 µm.

Substrat: Laub- und Nadelholz.

Verbreitung: weltweit.

Taxonomie

Dacrymyces minor war lange Zeit nur aus Amerika bekannt. KENNEDY (1958b) berichtete als Erste von europäischen Funden. Sie betrachtete D.minor als Varietät von D.deliquescens (=D. stillatus) und führt als Synonym D.lutescens Bref. sensu Neuhoff (1936) an. DONK (1966) neigt jedoch eher zu der Ansicht, daß D.minor eine eigenständige Art ist und nicht in den Komplex von D.lacrymalis (= D.lutescens sensu Neuhoff) einzuordnen ist. D.gallaicus Losa (1941) entspricht möglicherweise D.minor (DONK, 1966).

Fruchtkörper, makroskopisch

In der Erstbeschreibung von PECK (1877) sind alle wesentlichen Erkennungsmerkmale von D.minor aufgeführt: "small, subglobose, scattered or rarely a few crowded together, dingy ochraceous with a slight olivaceous tint" (S.49). Die Fruchtkörper lassen sich aufgrund ihrer kleinen, pusteligen Form und der wässrig-gelben oder gelb-grünen Farbe von anderen Dacrymyces-Arten unterscheiden (Abb. 35a). Besonders zur Unterscheidung von D. stillatus sind diese Merkmale heranzuziehen. Die Fruchtkörper heben sich farblich kaum von ihrem Substrat ab. Sie sind oft nur durch ihr geselliges, aber nicht sehr dichtes Vorkommen zu erkennen.

Sporen

Neben den habituellen Merkmalen sind vor allem Sporenmerkmale zur Artcharakterisierung und Abgrenzung zu D.stillatus herangezogen worden (vgl. McNABB, 1973).

Die Sporengröße schwankt ziemlich stark. Sie wird von KENNEDY (1958b, S.909) mit 8-15 x 3-4 (-6)µm angegeben, von REID (1974, S.457) mit 10,2-13,75(-16) x 4-4,5(-5) µm. OLIVE (1953, S.35) fand Größenunterschiede zwischen in der Natur gebildeten Sporen (8,2-11,7 x 4-5,9 µm) und solchen, die von Fruchtkörpern in feuchten Kammern gebildet wurden (9-13,2 x 3,3-4,5 µm). Im Rahmen dieser Arbeit wurden höhere Werte (13-15 x 5-7 µm) ermittelt. Eine derartig große Variationsbreite ist ungewöhnlich und stellt die Verwendbarkeit der Sporengröße als systematisches Merkmal in Frage.
Die Wände der Sporen von D.minor sind nicht oder nur leicht verdickt (Abb.31a). Die Sporen sind nicht von dünnwandigen Sporen von D.stillatus zu unterscheiden.

Hymenium

Das Hymenium von D.minor besteht nur aus den unterschiedlichen Entwicklungsstadien der Basidien (Abb.31b,32f). Dikaryophysen, wie sie von KENNEDY (1958b) und McNABB (1973) beschrieben wurden, konnten nicht gefunden werden. FISHER (1931) erwähnt das Vorkommen keulenförmiger Paraphysen und septierter Basidien. Während KENNEDY und McNABB noch nicht ausgewachsene Hyphen als Dikaryophysen interpretierten, bezeichnet FISHER Probasidien als Paraphysen. Querseptierte Basidien, wie sie von FISHER (1931,Pl.1,Fig.2) dargestellt wurden, sind bei Dacrymyces-Arten keine Seltenheit (vgl.Abb.59). Die Septen werden angelegt, um den Plasmarückfluß bei der Sporenbildung zu verhindern.

Sterile Oberfläche

Im Übergangsbereich zwischen Hymenium und der sterilen Oberfläche (Abb.33g) sind häufig anormale Basidienbildungen zu finden. Besonders auffällig sind die kurzen terminalen Zellen und die apikale Verdünnung der Endzelle. Die Hyphen sind stark verzweigt. Anastomosen sind häufig und tragen zur Festigung des Fruchtkörpers bei.

Die Hyphen der sterilen Oberfläche sind gleichartig aufgebaut (Abb.34i). Sie besitzen eine gestreckte Form. Anastomosen sind in diesem Fruchtkörperbereich sehr zahlreich. Unterhalb der oberflächenbildenden Zellen ist ein dichtes Netz längs- und querverlaufender Hyphen ausgebildet.

Fruchtkörper-Inneres

Die Hyphen im Fruchtkörperinneren und die der wurzelnden Basis (Abb.31e) sind dünnwandig und kaum verschleimt. Leicht verdickte Zellwände konnten nur im Subhymenium gefunden werden (Abb.31a).

Fruchtkörperentwicklung

In einer seiner Aufsammlungen konnte COKER (1920) beobachten, daß ganz junge, gerade aus dem Holz austretende Fruchtkörper von einem weißen, wollig-haarigen Belag überdeckt waren, den sie durchdringen mußten. Diese "weiße Haube" wird zwar auch von FISHER (1931) erwähnt, doch scheint es sich dabei um eine seltene Bildung zu handeln. Sie konnte bei keiner der hier untersuchten Frischmaterial-Aufsammlungen gefunden werden.

In der Abb.33h ist ein Ausschnitt aus einer jungen Fruchtkörper-

anlage dargestellt. Die Hyphen sind leicht gelb gefärbt. Die Zellen sind auffällig lang. Im Gegensatz dazu sind die Hyphen eines weiteren Entwicklungsstadiums (Abb.31d) kurzzellig. Der Durchmesser ist unregelmäßig. Im jungen Hymenium (Abb.31c) sind neben den keulenförmigen Probasidien langgestreckte, schmale, teilweise nicht septierte Hyphen zu sehen.

Verbreitung und Substrat

D.minor ist weltweit verbreitet. Die Art scheint, wie auch D. stillatus, vorwiegend in den nördlich-gemäßigten Breiten vorzukommen. Als Substrat ist sowohl Laubholz als auch Nadelholz bekannt.

Abb. 30: Schematischer Längsschnitt durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstadien mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces minor)

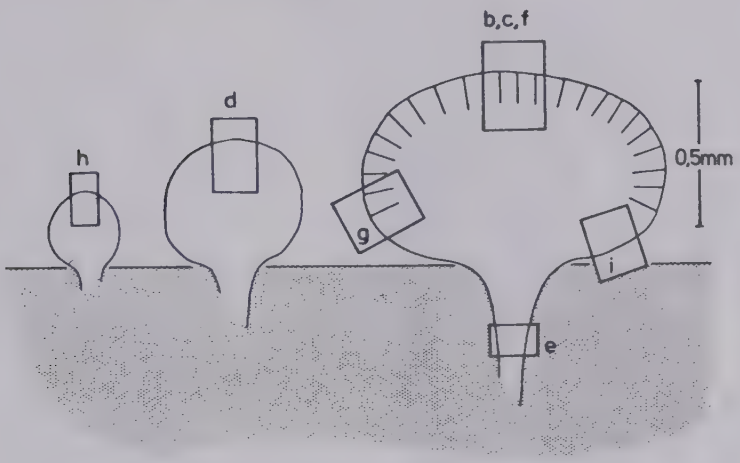


Abb. 31 b Hymenium eines gut entwickelten Fruchtkörpers (GG527)

a Sporen (GG 527)

c Junges Hymenium (GG 529)

d Junger Fruchtkörper (GG 401)

e Wurzelnde Basis (GG 400)

Abb. 32 f Hymenium eines gut entwickelten Fruchtkörpers (GG527)

Abb. 33 g Übergangsbereich von Hymenium und steriler Oberfläche (GG 527)

h Junge Fruchtkörper-Anlage (GG 527)

Abb. 34 i Sterile Oberfläche (GG 400)

Abb. 31

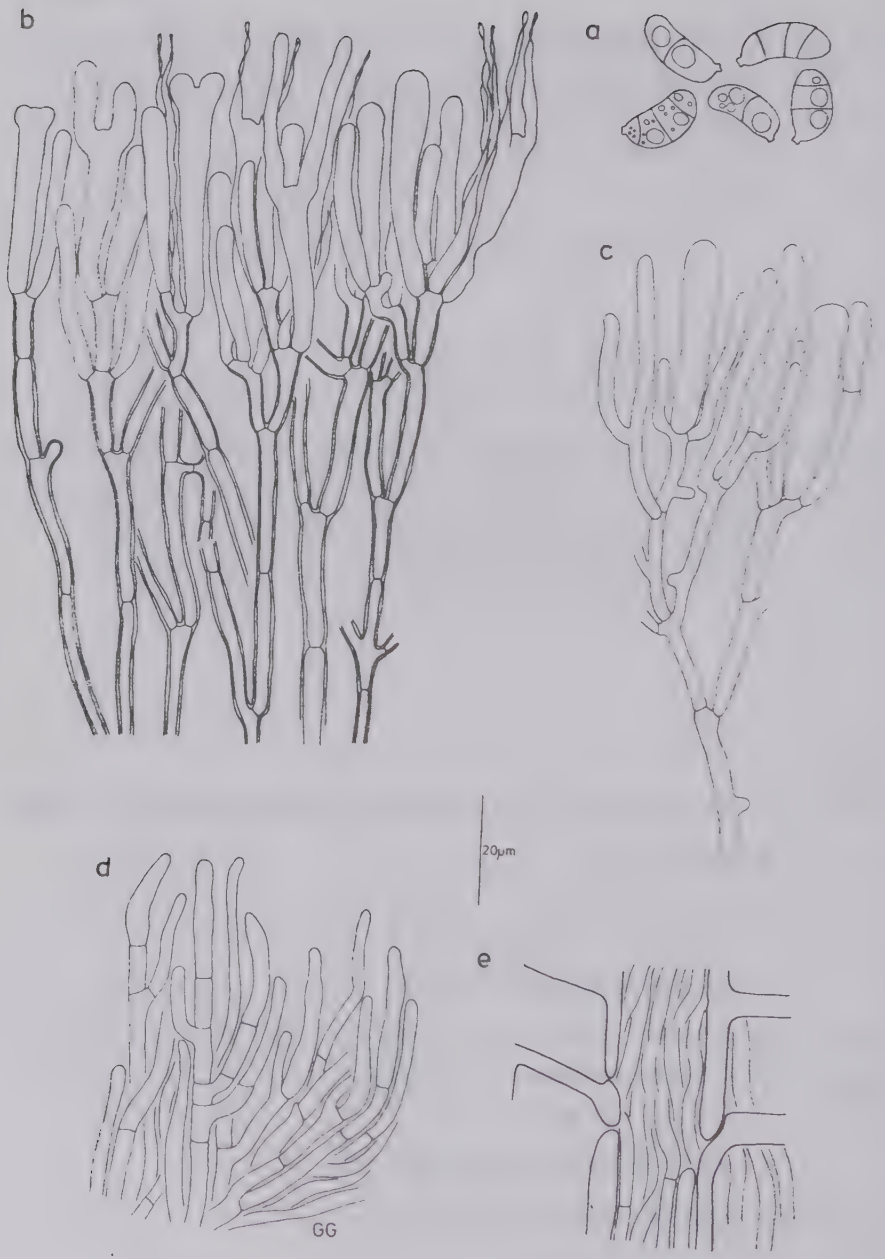


Abb. 32

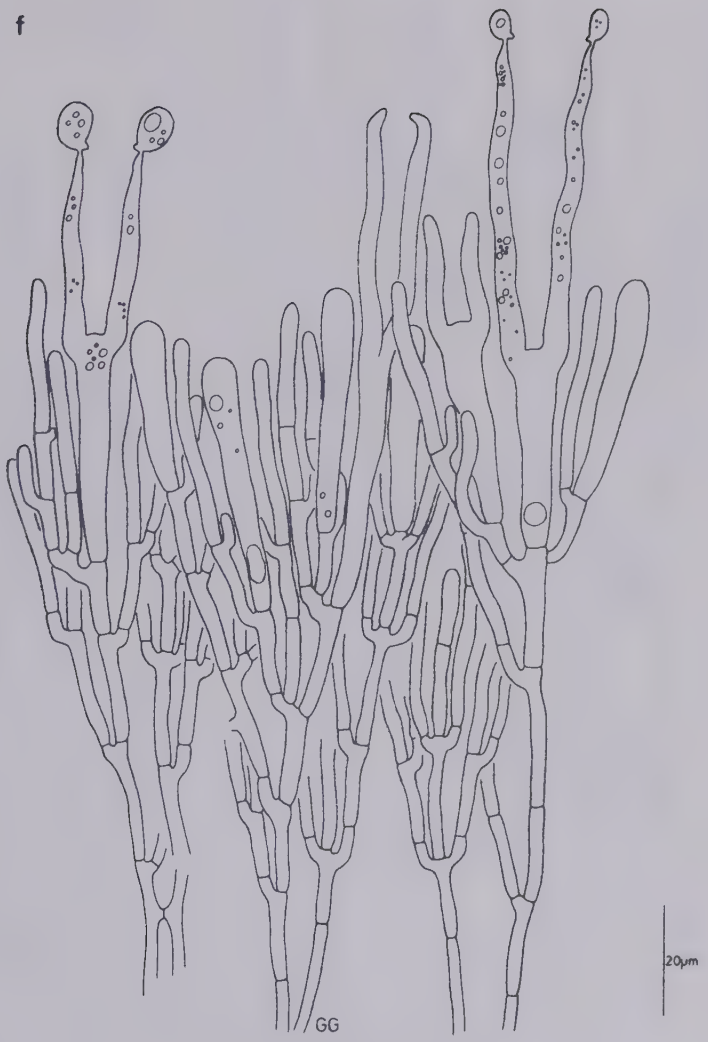


Abb. 33

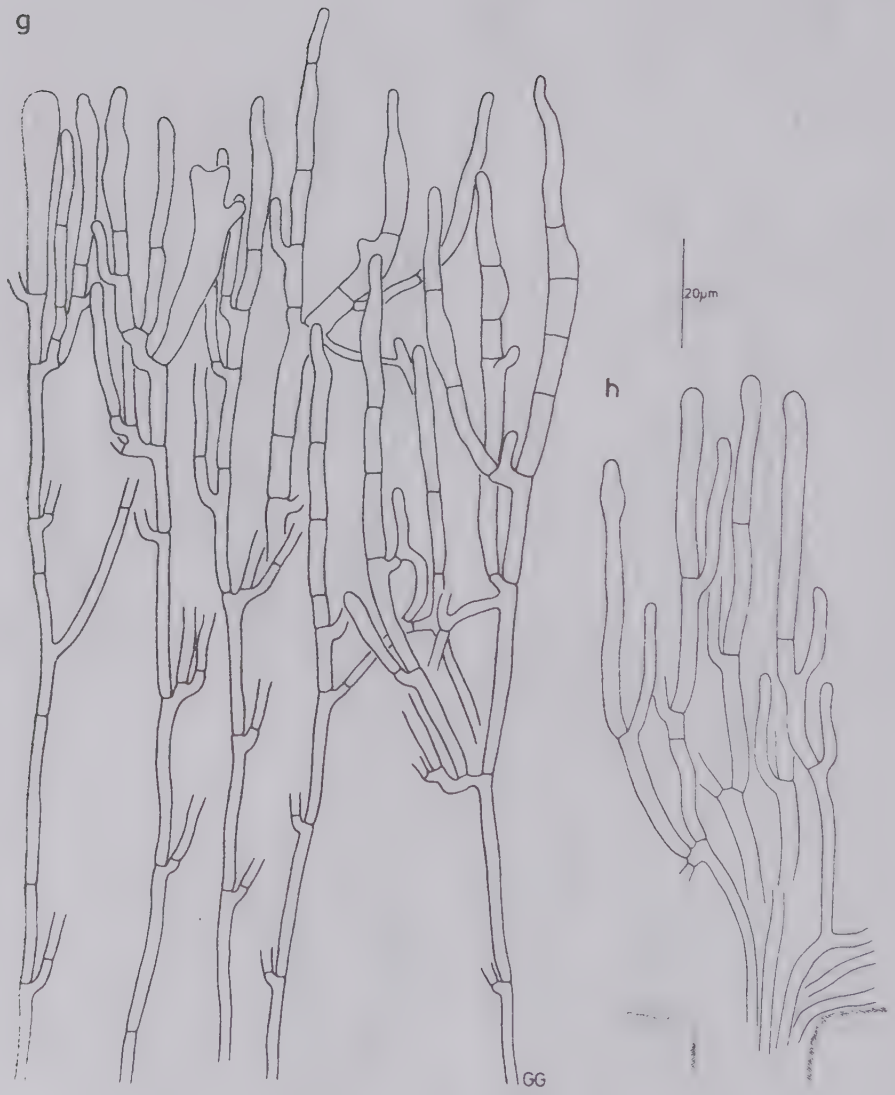


Abb. 34

i

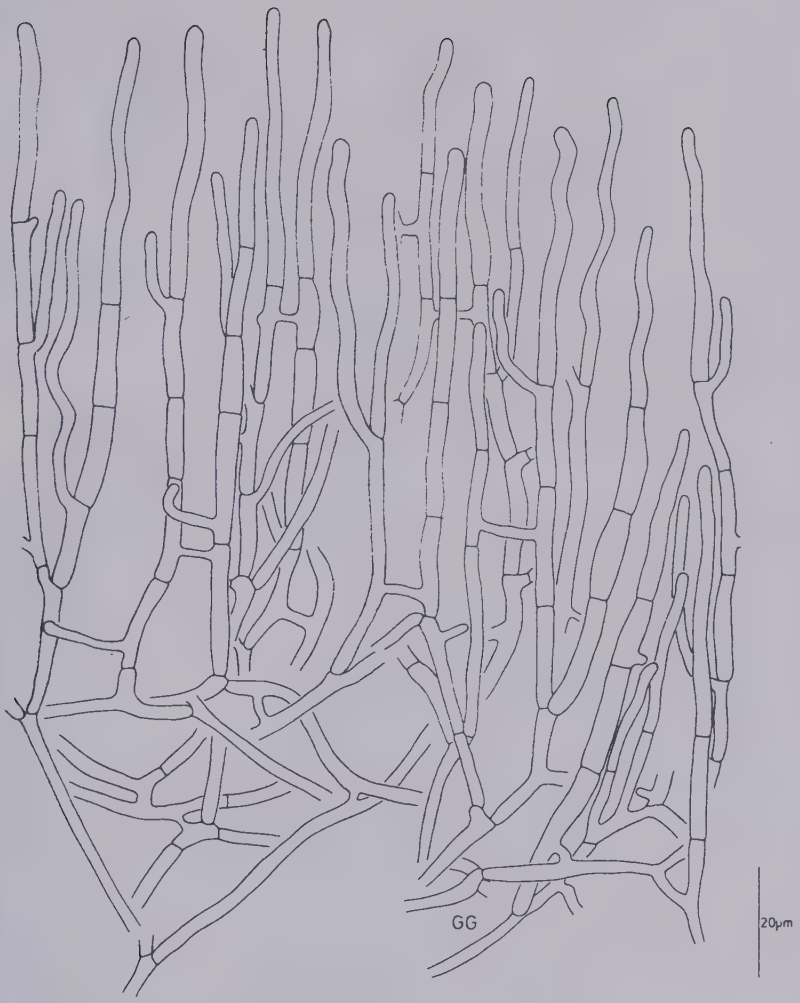
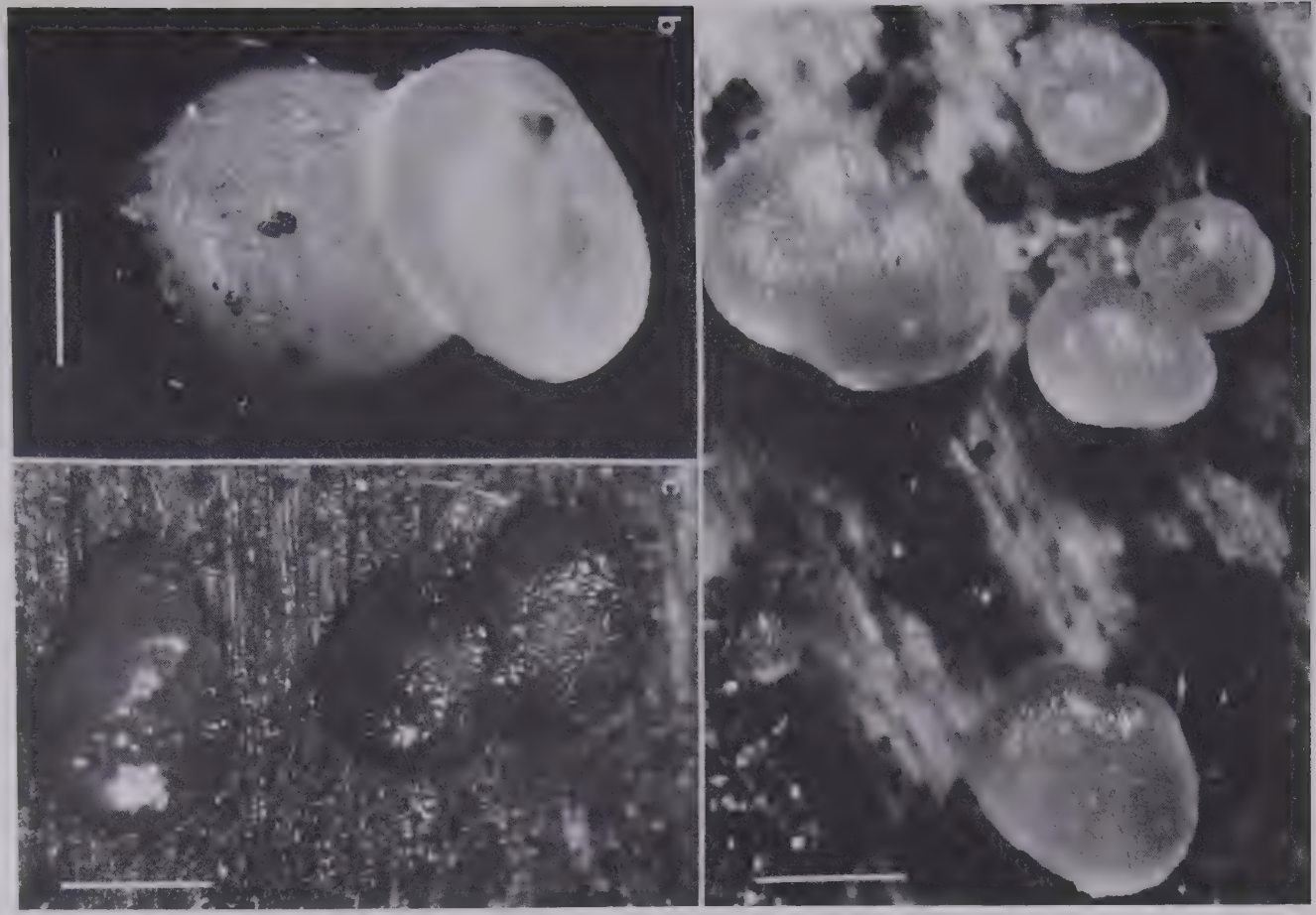


Abb. 35: Fruchtkörperformen

a. Dacrymyces minor (GG 328)
   Maßstab 0,5 mm

b. Dacrymyces capitatus, gestielter Fruchtkörper (GG 518)
   Maßstab 0,5 mm

c. Dacrymyces capitatus, pustelige Fruchtkörper (GG 649)
   Maßstab 0,5 mm



4.3 Dacrymyces capitatus Schweinitz

Trans.Am.phil.Soc. II,4: 186, 1832.

Fruchtkörper: gesellig vorkommend, bis 5 mm breit, bis 4 mm hoch; jung pustelig, später gestielt-kopfig bis kreiselförmig, oder auch pustelig bleibend; mit breiter Basis wurzelnd; Oberfläche glatt bis gewunden; Farbe im feuchten Zustand intensiv gelb bis gelb-orange, trocken braun bis rot-braun; Konsistenz zäh-gelatinös.

Sporen: länglich-oval, leicht gekrümmt; 14-16 x 5-7 µm; mit bis zu drei Septen; Sporenwand und Septen dünn oder verdickt; gelb gefärbt; Keimung mit Mikrokonidien oder Keimschläuchen.

Septen der Hyphen ohne Schnallen.

Hymenium: die Oberseite bzw. den kopfigen Teil der Fruchtkörper einnehmend; ohne Dikaryophysen; Basidien ohne besondere Merkmale, (25-)30-40 x 5-7(-8) µm.

Sterile Oberfläche: aus einfachen, nicht differenzierten Hyphen aufgebaut; Zellen 15-25 x 3-4 µm; Hyphen des Stieles ebenso, aber Zellwand verdickt.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen mit verdickter Zellwand; Ø 3-4 µm.

Substrat: Laub- und Nadelholz.

Verbreitung: weltweit.

Taxonomie

McNABB (1973) und REID (1974) führen D.ellisii Coker als Synonym von D.capitatus an. Die Identität von D.ellisii ist jedoch umstritten. In der Interpretation von KENNEDY (1958b) ist die Art eng mit D.stillatus und D.minor verwandt und durch zahlreiche Übergänge verbunden. Sie führt daher D.minor und D.ellisii als Varitäten von D.stillatus ein (bei KENNEDY: D.deliquescens var. minor und D.deliquescens var. ellisii). Beide Varietäten bilden keine anamorphen Fruchtkörper. CLIVE (1956), der das Typusmaterial von D.ellisii untersuchte, berichtet von dem Vorkommen von Arthrosporen. Da auch andere Merkmale übereinstimmen würden, betrachtet OLIVE D.ellisii als Synonym von D. stillatus. DONK (1966) vertritt die gleiche Meinung und führt zusätzlich noch die Übereinstimmung mit D.lutescens f. subdeliquescens Neuhoff an. Die Verbindung D.ellisii - D.capitatus wird von DONK nicht diskutiert. McNABB (1973) konnte bei seiner Untersuchung des Typusmaterials von D.ellisii keine Thallokonidien finden. Er interpretiert die Art daher im Sinne KENNEDYs als nicht Arthrosporen bildend und betrachtet sie als Synonym von D.stillatus.

Fruchtkörper, makroskopisch

Die Fruchtkörperform ist das auffälligste Merkmal von D.capitatus. SCHWEINITZ (1832, S.186) beschrieb durch die Namensgebung die typische Form. Neben den gestielt-kopfigen Vertretern (Abb. 35c) kommen häufig pustelige bis kreiselförmige Individuen vor (Abb.35c;Abb.37a). Fruchtkörper sind von bestimmten Formen des D.stillatus-Komplexes makroskopisch nicht zu unterscheiden.

Sporen

Die Sporen von D.capitatus sind dünn- bis dickwandig. Die extreme Dicke der Zellwand von D.stillatus-Sporen wird nicht erreicht. Die dickwandigen Sporen können in ihre Zellen zerfallen (Abb.37b). Dabei runden sich diese ab und trennen sich an den Septen. Die gelbe Färbung der Sporen ist auf die eingelagerten Öltröpfchen zurückzuführen. Die Keimung kann mit Keimschläuchen oder mit Mikrokonidien erfolgen. Auf künstlichem Nährboden schwollen die Sporen zunächst an und keimten dann mit Keimschläuchen aus (Abb.40n).

Hymenium

KENNEDY (1958b) und McNABB (1973) berichten von einfachen, septierten, zylindrischen Dikaryophysen. Wie aus den Abb.38i,39l ersichtlich ist, werden alle Hyphenendigungen bei der Basidienbildung verbraucht. Offensichtlich wurden von KENNEDY und McNABB noch nicht ausgewachsene Teile des Hymeniums als Dikaryophysen interpretiert (vgl.Abb.37d). Im Übergangsbereich von Hymenium und steriler Oberfläche sind zwischen den Basidien einfache, wenig verzweigte Hyphen zu finden (Abb.39k).

Sterile Oberfläche

Der obere sterile Bereich wird von kurzzelligen Hyphen gebildet (Abb.40m). Die Endzelle ist nicht differenziert. Der Durchmesser ist konstant. Nur gelegentlich ist der Apex der terminalen Zelle etwas verschmälert.

Die Hyphen der "Stiel"-Basis sind ähnlich aufgebaut, jedoch dickwandig (Abb.38h). Aufgeblasene, terminale Zellen, wie sie von McNABB (1973) beschrieben wurden, konnten nicht gefunden werden.

Während REID (1974) bei seinen Untersuchungen keine palisadenartige Schicht, sondern irregulär angeordnete Hyphen fand, konnte im Stielbereich eine wohlgeordnete Schicht dünn- und dickwandiger, kurzzelliger Hyphen nachgewiesen werden (Abb.38h,40m). Durch diese dickwandigen Hyphen kann das öfters erwähnte Vorkommen weißer Haare an der Stielbasis oder bei jungen Entwicklungsstadien erklärt werden (McNABB, 1973; REID, 1974). FISHER (1931) beschrieb die Wurzel als flach, weißlich und faserig. Derartige Wurzeln sind jedoch nur dann zu finden, wenn eine Borke durchwachsen werden muß. Fruchtkörper von D.stillatus, die eine Borke oder ein Moospolster durchdringen müssen, bilden ebenfalls weiße, faserige Wurzeln aus. Tritt der Pilz direkt aus dem Holz aus, fehlt eine auffällige Wurzel. Die wurzelnde Basis, die dann zu finden ist, ist der anderer Dacrymyces-Arten vergleichbar. Die Fruchtkörperbasis wird von einfachen, dünnwandigen Hyphen gebildet (Abb.38g).

Fruchtkörper-Inneres

Die Hyphen im Fruchtkörperinneren sind einfach gebaut und besitzen eine leicht verdickte Zellwand. Im gut entwickelten Fruchtkörper sind also nur noch die äußeren Hyphen der Stielbasis und die Hyphen im Fruchtkörperinneren mit einer verdickten Zellwand versehen. Im jüngeren Hymenium sind auch die Wände der subhymenialen Hyphen verdickt (Abb.37d).

Fruchtkörper-Entwicklung

Jüngste Fruchtkörperanlagen bestehen aus einer pustelig geformten, dichten Gruppe gelb gefärbter Hyphen (Abb.37e). Die Zellen

sind unterschiedlich dick und lang. Anastomosen über kleine, dünne Fortsätze sind häufig. Im Entwicklungszustand, der in der Abb.37c dargestellt ist, sind die Hyphenwände mit Ausnahme der terminalen Zelle verdickt. Die häufigen Verzweigungen und die unterschiedlich langen und dicken Zellen weisen darauf hin, daß der Fruchtkörper im Wachstum begriffen ist. Aus diesem Stadium entwickelt sich schließlich das junge Hymenium (Abb.37d).

Substrat

Das Vorkommen von D.capitatus scheint nicht an ein bestimmtes Substrat gebunden zu sein. Die Art ist sowohl auf Gymnospermen- als auch auf Angiospermenholz zu finden. Laubholz soll als Substrat bevorzugt werden (REID, 1974).

Verbreitung

D.capitatus ist weltweit verbreitet. In Amerika scheint die Art besonders häufig vorzukommen, was durch eine große Anzahl von Literaturzitaten belegbar ist (COKER, 1920; FISHER, 1931; BRASFIELD, 1938a,1938b; OLIVE, 1947,1948; KENNEDY, 1956b). In Mitteleuropa gehört D.capitatus eher zu den seltenen Dacrymyces-Arten.

Abb. 36: Schematische Längsschnitte durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstadien mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces capitatus)

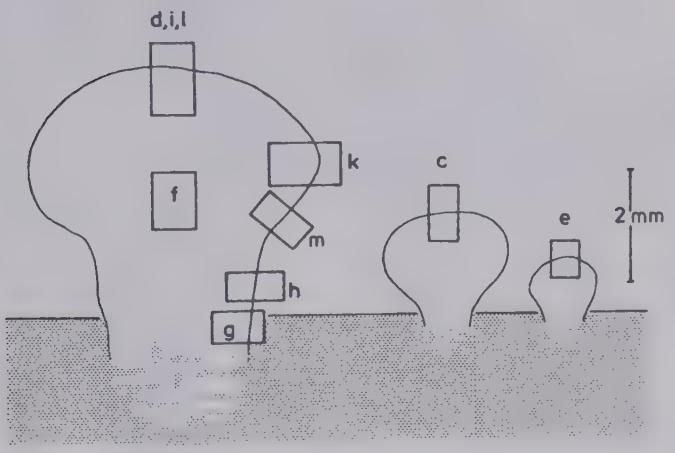


Abb. 37 a Habitus, schematisch (Hymenium gepunktet)

b Sporen (a-m: GG 477)

c Junger Fruchtkörper

d Junges Hymenium

e Sehr junge Fruchtkörperanlage

f Hyphen im Fruchtkörper-Inneren

Abb. 38 g "Wurzel"-Rand

h Sterile Oberfläche, Stielbasis

i Hymenium

Abb. 39 k Übergang Hymenium - sterile Oberfläche

l Hymenium eines älteren Fruchtkörpers

Abb. 40 m Sterile Oberfläche

n Keimende Sporen auf Nährmedium (GG 649)

Abb. 37

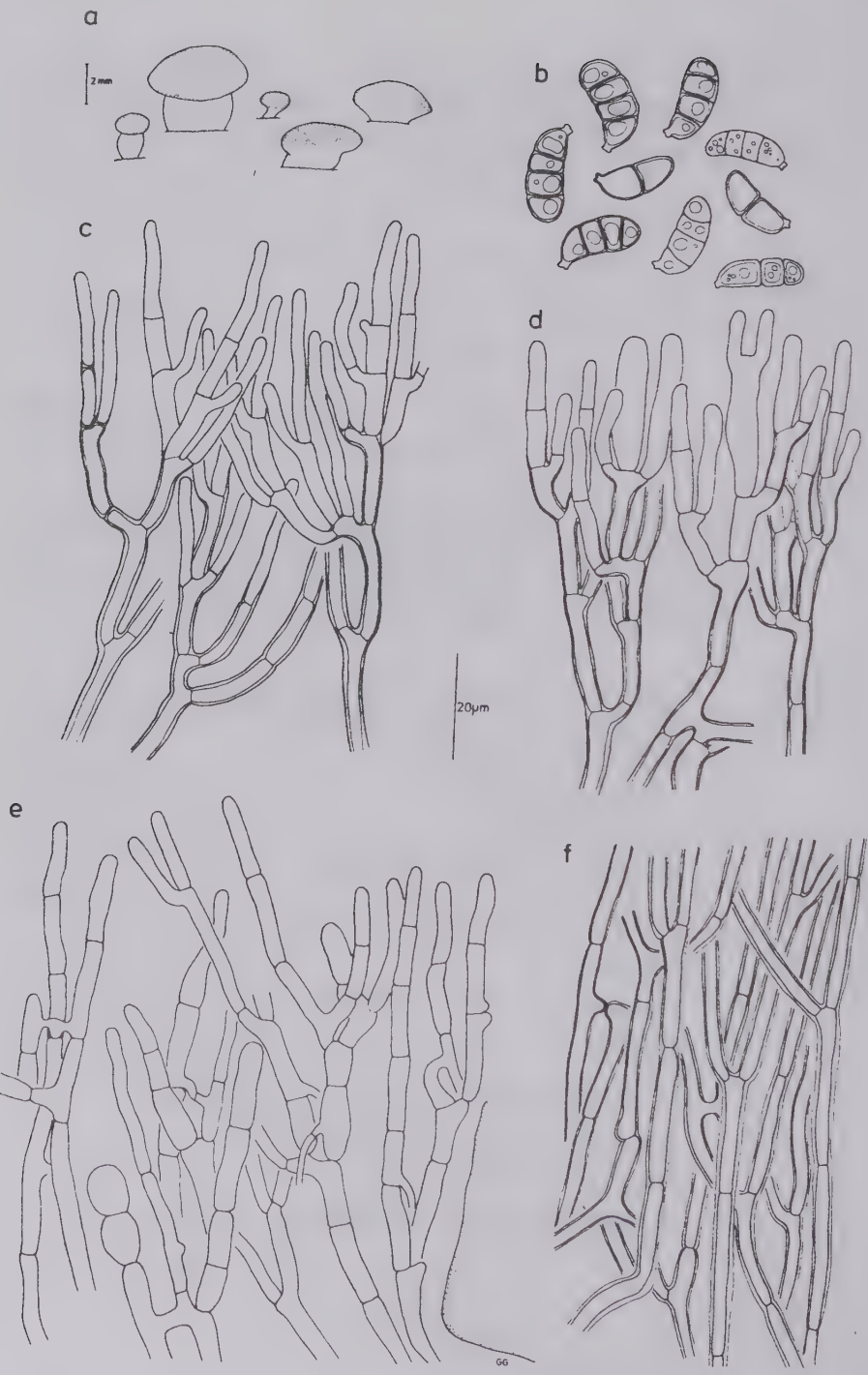


Abb. 38

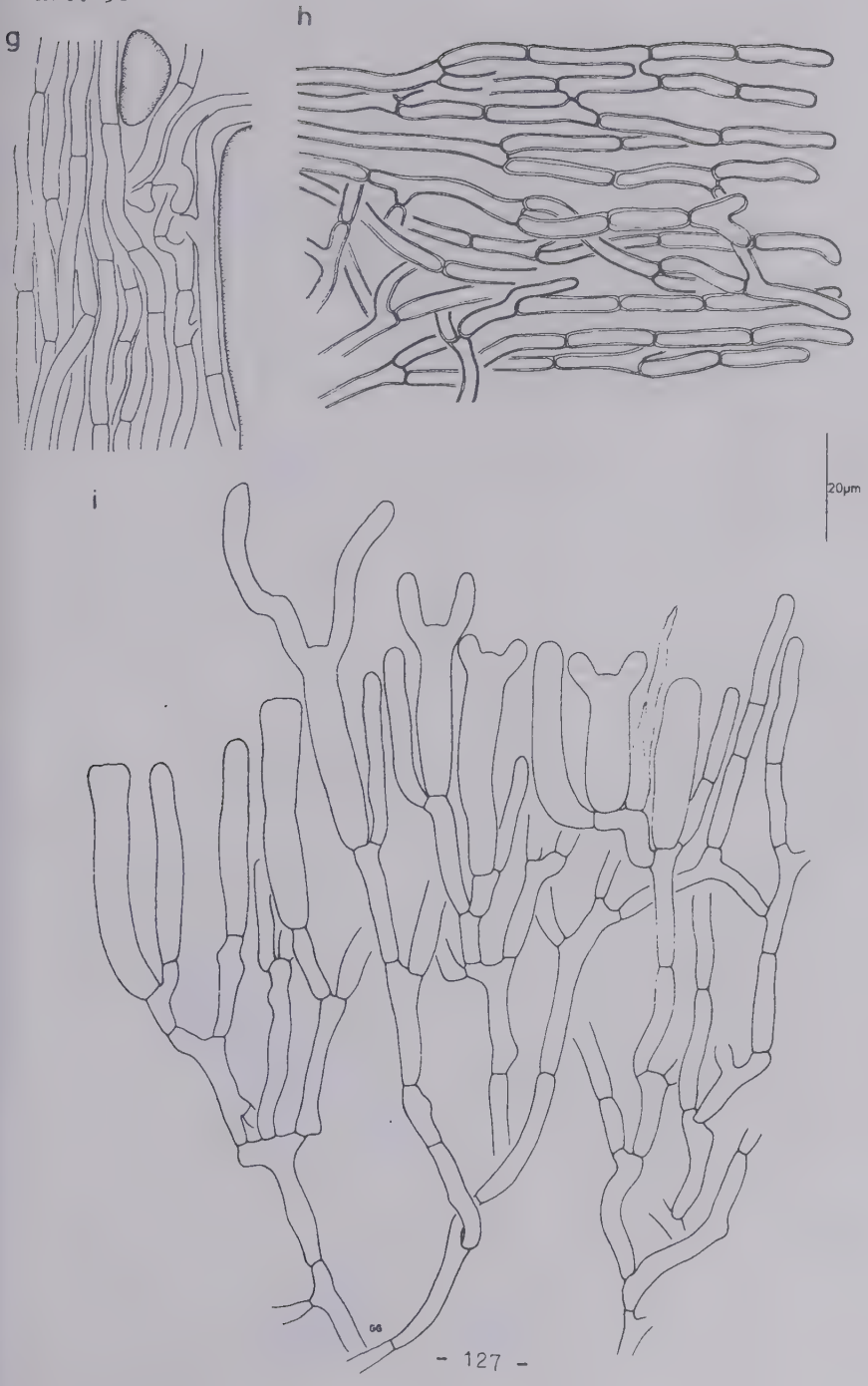
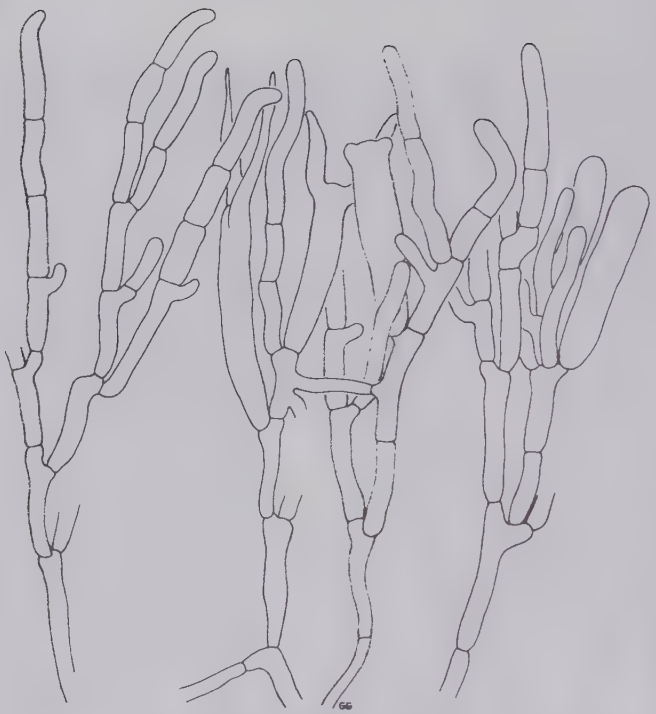


Abb. 39

k



l

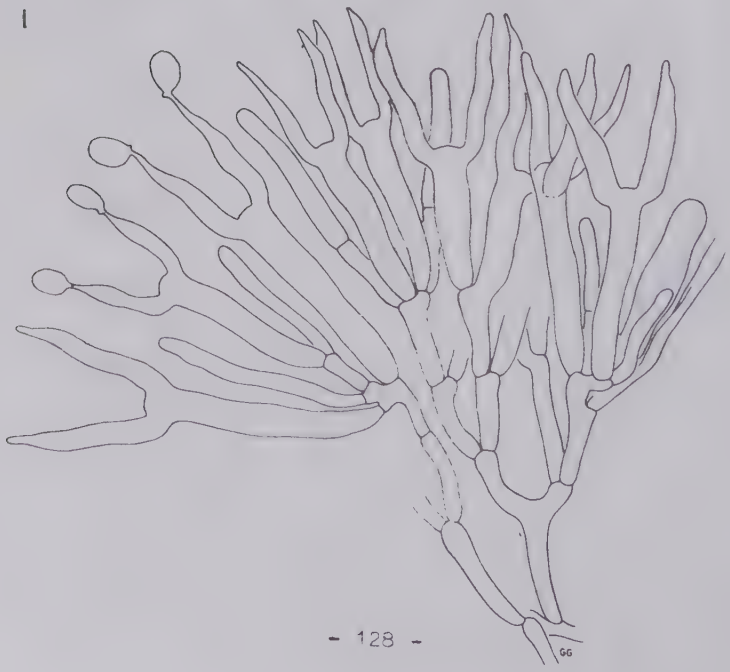
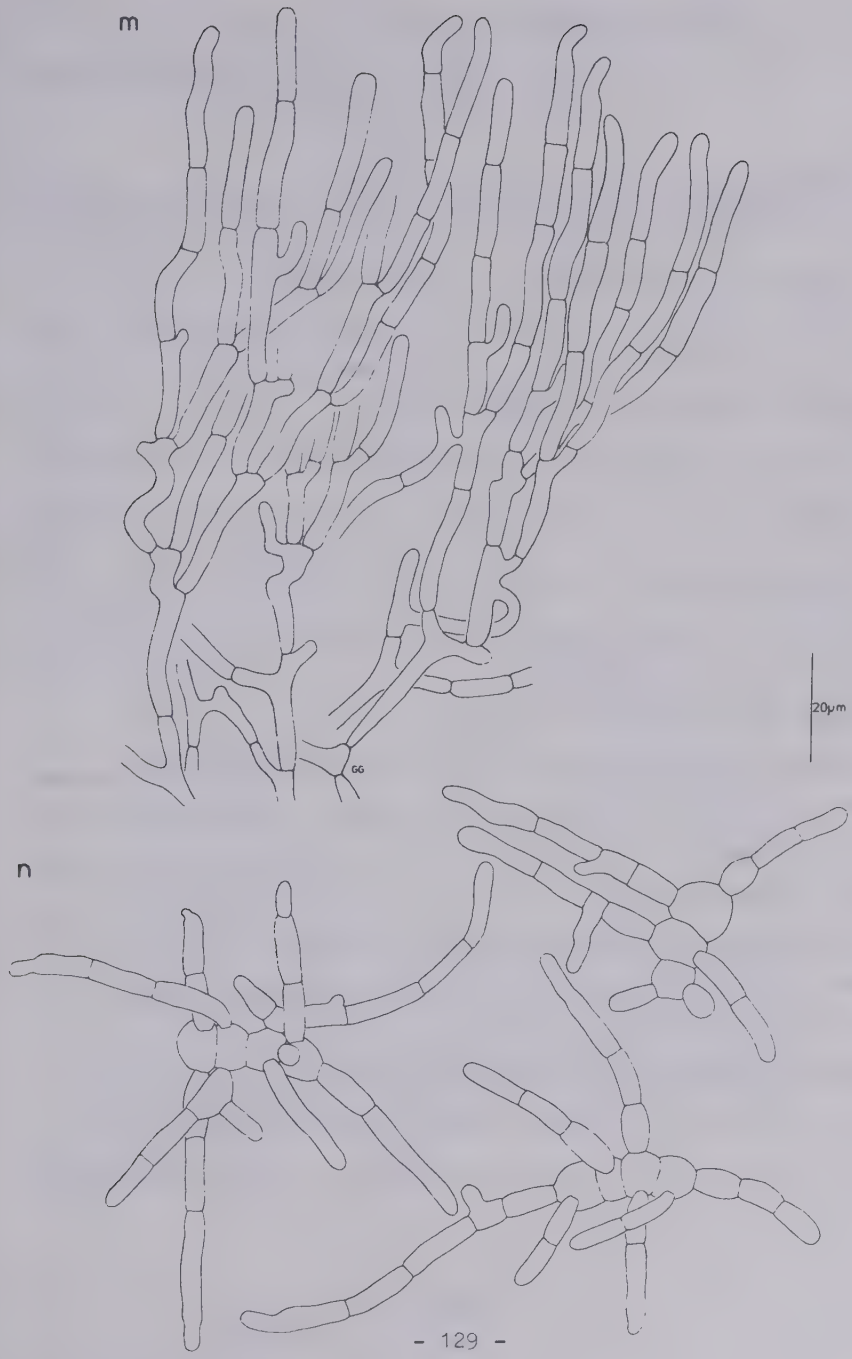


Abb. 40



4.4 Dacrymyces estonicus Raitviir

Eesti NSV Tead.Akad.Toim.-Biol. Seer. 11:238-240, 1962.

Fruchtkörper: gesellig vorkommend, aber einzeln stehend; Ø bis 4,5mm, bis 3mm hoch; jung pustelig, später meist kreiselförmig oder auch mit unregelmäßiger, lappiger Form; mit wurzelnder Basis aus Borke hervorbrechend; Oberfläche glatt, später gewunden; im Alter zerfließend; Farbe im feuchten Zustand intensiv gelb bis orange-gelb, trocken orange bis rot-braun oder Fruchtkörper ganz verschwindend; Konsistenz weich bis fest gelatinös.
Sporen: breit-oval; gleichmäßig breit oder am Apiculus entgegengesetzten Ende breiter; mit bis zu sieben Septen, nicht verdickt; Sporenwand teilweise verdickt" 20-23 x 10-12 µm; intensiv gelb gefärbt; Keimung mit Mikrokonidien (oval, 3-4,5 x 1,5-2 µm) oder mit Keimschläuchen.
Septen der Hyphen ohne Schnallen.
Hymenium: beschränkt auf die Oberseite der Fruchtkörper; zusammengesetzt aus Basidien und Dikaryophysen; gelb gefärbt; Basidien mit basaler Verdickung, 50-75 x 7-11µm (basal), 6-8 µm(apikal); Dikaryophysen sehr zahlreich, unterhalb der Basidien oder an subhymenialen Hyphen entspringend, langgestreckt, nicht verzweigt, wenigzellig (1-3), basal oft leicht verdickt (4-5 µm), zum Apex hin verdünnend (auf 2 µm).
Sterile Oberfläche: Hyphen bis zum apikalen Ende der Endzelle sich verdickend (von 3µm auf 5-6µm); Wände der Hyphen verdickt; im reifen Fruchrkörper Lumen der Endzellen reduziert, Wand stark

verdickt, sich auflösend; Anastomosen häufig.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen dünnwandig, mit dünner Schleimschicht (bis 1 µm); Ø 2,5 µm; schwach pigmentiert.

Substrat: ausschließlich Kiefer

Verbreitung: in Europa häufig; andere Funde bisher nicht bekannt.

Abb. 41: Fruchtkörperformen von Dacrymyces estonicus (GG 470)

a Maßstab 2 mm

b-d Maßstab 1 mm

a
b
c
d

Taxonomie

Dacrymyces estonicus wurde bereits von BREFELD (1888) unter dem Namen Dacrymyces chrysocomus (Bull.ex Fr.)Tul. (=Guepiniopsis chrysocoma (Bull.ex Fr.)Bras.) ausführlich dargestellt (S.156ff, Tafel X, Fig.12-16). Nach DONK (1966) stimmt die Art Brefelds jedoch nicht mit D.chrysocomus sensu Fries überein. Es wird vielmehr angenommen, daß D.longisporus Bref. die gleiche Art wie D.chrysocomus sensu Fries ist (NEUHOFF, 1936; McNABB, 1973;REID, 1974). DONK (1966) dagegen vertritt die Meinung, daß D.longisporus eine extrem seltene Art ist, die seit der Erstbeschreibung durch BREFELD (1888) nicht mehr gefunden wurde. D.chrysocomus sensu Brefeld wird von NEUHOFF (1936) als ein Synonym von D.conformis (P.Karst.)Neuh. (=Femsjonia pezizaeformis, nach DONK, 1966) betrachtet. Die gute mikroskopische Beschreibung von D.chrysocomus bei BREFELD (1888) läßt jedoch keinen Zweifel zu, daß die Art identisch mit D.estonicus Raitviir ist.

Fruchtkörper, makroskopisch

Die meist gesellig wachsenden Fruchtkörper von D.estonicus sind durch ihre auffällige Farbe und ihre Größe leicht auf kleineren Zweigen der Kiefer zu finden. Die Form der Fruchtkörper wird bestimmt durch die Art des Hervorbrechens aus der Borke (Abb.41). Oft sind die Pilze teilweise bedeckt und erhalten dadurch eine unregelmäßige Form mit mehr oder weniger stark gewundenem Hymenium (Abb.41b,d). Ungehindert hervorbrechende Individuen entwickeln sich aus einem pusteligen Stadium zu einem kreiselförmigen Fruchtkörper mit glatter Oberfläche, die vom Hymenium ein-

genommen wird (Abb.41a,c). Mit zunehmendem Alter wird durch die Basidienbildung die Oberfläche immer stärker gewunden. Gegen Ende der Sporenbildung zerfließen die Fruchtkörper zu einer fast farblosen, gelatinösen Masse.

Sporen

Die breit-elliptische Form der Sporen ist charakteristisch für D.estonicus (Abb.43b). In den unseptiert abgeschleuderten Sporen werden nachträglich bis zu sieben Septen eingezogen. BREFELD (1888) berichtet von bis zu 20 Teilzellen bei besonders großen Sporen, wobei die "Theilwände mitunder schräg ansetzen, und nicht ganz durch die Dicke der Sporen gehen" (S.157). Wände und Septen sind fast immer unverdickt, doch kann in einigen wenigen Fällen eine Verdickung der Sporenwand beobachtet werden (Abb.43b). Zusätzliche Längswände wurden von BREFELD (1888) nicht mit Sicherheit nachgewiesen und von keinem der späteren Bearbeiter erwähnt. Sporen, die wenige Tage auf Nährmedium lagen, keimten mit Keimschläuchen aus. Die Keimung durch Keimschlauchbildung war bisher nicht bekannt. Weitaus häufiger und fast immer bei Frischmaterial zu finden, ist die Bildung von Mikrokonidien an den Sporen. Diese kann auch dann einsetzen, wenn die Spore noch nicht vollständig septiert ist.

Hymenium

Besonders auffällig sind die starke basale Verdickung der Basidien, das Vorkommen langgestreckter, unverzweigter Dikaryophysen und die intensiv gelbe Färbung des Hymeniums.
D.estonicus ist die einzige europäische Dacrymyces-Art, deren

Basidien basal angeschwollen sind. Nur bei Dacrymyces falcatus Brasf. tritt eine vergleichbare Verdickung der Basidie auf. RAITVIIR (1962) führt für die Dacrymycetales drei Basidien-Typen an: der erste Typ ist charakteristisch für Dacrymyces chrysocomus; die Basidie von Femsjonia luteo-alba repräsentiert den zweiten Typ, während die Basidie von D.estonicus den dritten Typ darstellt. Die Bedeutung dieser Basidientypen für die Taxonomie der Dacrymyceten hält RAITVIIR für sehr gering. Ein Vergleich der untersuchten Dacrymyces-Arten zeigt, daß die Basidien gut definierbarer Arten (z.B. D.variisporus, D.confluens und D. estonicus) innerhalb der Arten immer dem gleichen Typ angehören. Die genannten Arten sind jeweils einem anderen Typ zuzuordnen. In Formenkomplexen, wie z.B. D.stillatus, besitzen die Basidien keine einheitliche Formen. Die Verwendung der Basidienform als Merkmal bei der Auftrennung von Formenkomplexen und Abgrenzung von Arten erscheint notwendig. Höhere Taxa sind derzeit durch die Basidientypen von RAITVIIR (1962) nicht zu charakterisieren. Die drei Typen scheinen nicht auszureichen, um alle Basidienformen der Dacrymyceten zu erfassen.

Die Dikaryophysen werden zu Beginn der Differenzierung des Hymeniums angelegt (Abb.45i). Sie entspringen unterhalb der Basidien oder an subhymenialen Hyphen.In ihrer Länge werden sie nur noch von den Sporen auf den Sterigmen überragt (Abb.43c). Die Dichte der Dikaryophysen zwischen den Basidien kann schwanken. Es ist erstaunlich, daß sie von REID (1974) nicht gesehen wurden, obwohl er bei seinem korsischen Fund (REID, 1968) von zahlreichen, nicht septierten, zylindrischen Paraphysen berichtet.

Dikaryophysen und Basidien sind stark gefärbt. Die Farbstoffe sind in Ölkörpern lokalisiert. Mit der Entwicklung der Probasidie zur reifen Basidie mit Sporen geht eine Zusammenlagerung der Öltröpfchen zu größeren Einheiten einher (Abb.43c;Abb.44d,e, g). Bei der Reifung streckt sich die Basidie, so daß die basale Verdickung oft nicht mehr so deutlich ausgeprägt ist. Bei der Sporenbildung geht fast der gesamte Inhalt der Basidie in die Sporen über. Dadurch sind die Sporen intensiv gelb gefärbt, während alte Fruchtkörper von D.estonicus fast farblos sind. Anormale Entwicklungen der Basidien sind nur selten zu beobachten (Abb.44f,h).

Sterile Oberfläche

Das Hymenium ist durch quer verlaufende Hyphen mit der sterilen Oberfläche vernetzt (Abb.48s). Diese Hyphenverbindungen stabilisieren den Fruchtkörper. An das Hymenium grenzt zur Fruchtkörperaußenseite hin ein Bereich nicht differenzierter, steriler Hyphen (Abb.46l).Anastomosen sind hier, wie auch in anderen Bereichen der sterilen Oberfläche (jedoch nicht im Hymenium) sehr häufig.

Die abhymenialen Bereiche der Fruchtkörper werden von spezialisierten Hyphen gebildet (Abb.47o,q). Im jüngeren Stadium und im oberen Bereich der Fruchtkörper werden die Hyphen zur Außenseite hin etwas dicker. Die Endzelle ist keulig angeschwollen. Die Hyphen sind wie das Hymenium durch Einlagerung von zahlreichen Öltröpfchen intensiv gelb gefärbt. Mit zunehmendem Alter verdickt sich die Zellwand immer mehr; das Lumen wird reduziert und die Zellen kollabieren teilweise. Die Zellwand rauht an

manchen Stellen auf und verschleimt (Abb.47o). Die Färbung bleibt erhalten. REID (1974) konnte solche Strukturen, die auch von McNABB (1973) beschrieben wurden, an seinem Material nicht beobachten.

Fruchtkörper-Inneres

Die kaum gefärbten Hyphen im Inneren der Fruchtkörper besitzen eine dünne Hülle verschleimter Zellwandsubstanz (Abb.47p). Zur Fruchtkörperbasis hin wird die Verschleimung zwischen den Hyphen dichter. Die Hyphen (Ø 3-3,5µm) sind in eine gelatinöse Substanz eingebettet und nur noch schwer zu erkennen (Abb.46m). An der Seite der "Wurzel" ist das Lumen der Hyphen stark reduziert (bis auf etwa 1µm), die Verschleimung ist am stärksten ausgeprägt (Abb.46n). Während bei dem untersuchten Material allmähliche Übergänge zwischen den verschiedenen Hyphenstrukturen zu finden waren, beschreibt REID (1974) in der stielähnlichen Basis einen zentralen Kern mit einer feingranulären, fast strukturlosen Erscheinung, durchzogen von wenigen, undeutlichen, schmalen Hyphen. Dieser Kern wird nach REID (1974) umgeben von einer äußeren Schicht lichtbrechender Hyphen, bis 35 µm breit, mit stark gelatinisierten, glasigen Wänden.

Fruchtkörperentwicklung

Wie auch bei anderen Dacrymyces-Arten ist die Größe der Fruchtkörper nicht mit dem Reifegrad korreliert. Sehr kleine Fruchtkörper können bereits voll entwickelt sein (Abb.43a). Da das Vorhandensein von ausreichender Feuchtigkeit existentiell für den Pilz ist, läuft die Fruchtkörperentwicklung bei günstigen Bedingungen sehr schnell ab. Schon bei jungen Fruchtkörpern ohne

Hymenium ist eine Differenzierung zu erkennen. Im oberen Teil der Fruchtkörper befinden sich undifferenzierte, oft verzweigte und intensiv gefärbte Hyphen (Abb.47r). An der Basis sind die Wände der Hyphen stark, zum Teil auch irregulär verdickt. Die Zellwand ist geschichtet, die äußeren Schichten verschleimen. Während die Wände hyalin erscheinen, ist der Zellinhalt gelb gefärbt.

Substrat

Als Substrat wird bei D.estonicus ausschließlich die Kiefer genannt. Die Art wächst meistens auf nur wenig mehr als fingerdicken Ästen, die noch sehr fest und mit Borke versehen sind.

Verbreitung

D.estonicus ist in Europa weit verbreitet und wurde bisher in Deutschland, Großbritannien, Schweden, Polen, Rußland (Estland) und Korsika gefunden. Aus außereuropäischen Gebieten ist die Art noch nicht bekannt geworden. Es ist jedoch zu vermuten, daß der Pilz auch in Wäldern mit Kiefern anderer Erdteile vorkommt.

Abb. 42: Schematische Längsschnitte durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstadien mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces estonicus)

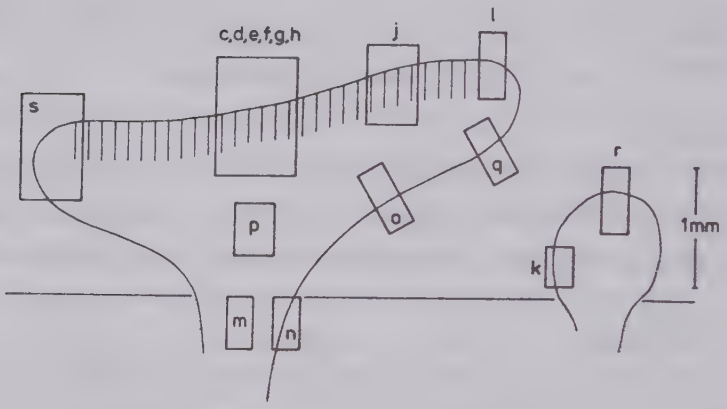


Abb. 43 a Habitus, schematisch (Hymenium gepunktet)

b Sporen zweier Aufsammlungen (re GG 258, li GG 714)

c Hymenium (GG 470)

Abb. 44 d,e,g Stadien der Basidienentwicklung (GG 468)

f,h Anormale Basidien (GG 467)

Abb. 45 i Junges Hymenium (GG 274)

Abb. 46 k Junger Fruchtkörper, Basis (GG 470)

l Steriler Bereich in Hymeniumsnähe (GG 468)

m "Stiel"-Inneres (GG 271)

n "Stiel"-Rand (GG 470)

Abb. 47 o Sterile Oberfläche im älteren Fruchtkörper (GG 330)

p Fruchtkörper-Inneres (p-q: GG 470)

q Steriler Bereich im gut entwickelten Fruchtkörper

r Junger Fruchtkörper, substratabgewandter Bereich

Abb. 48 s Übersicht über die Verbindungen von Hymenium und steriler Oberfläche (geänderter Maßstab !)

Abb. 43

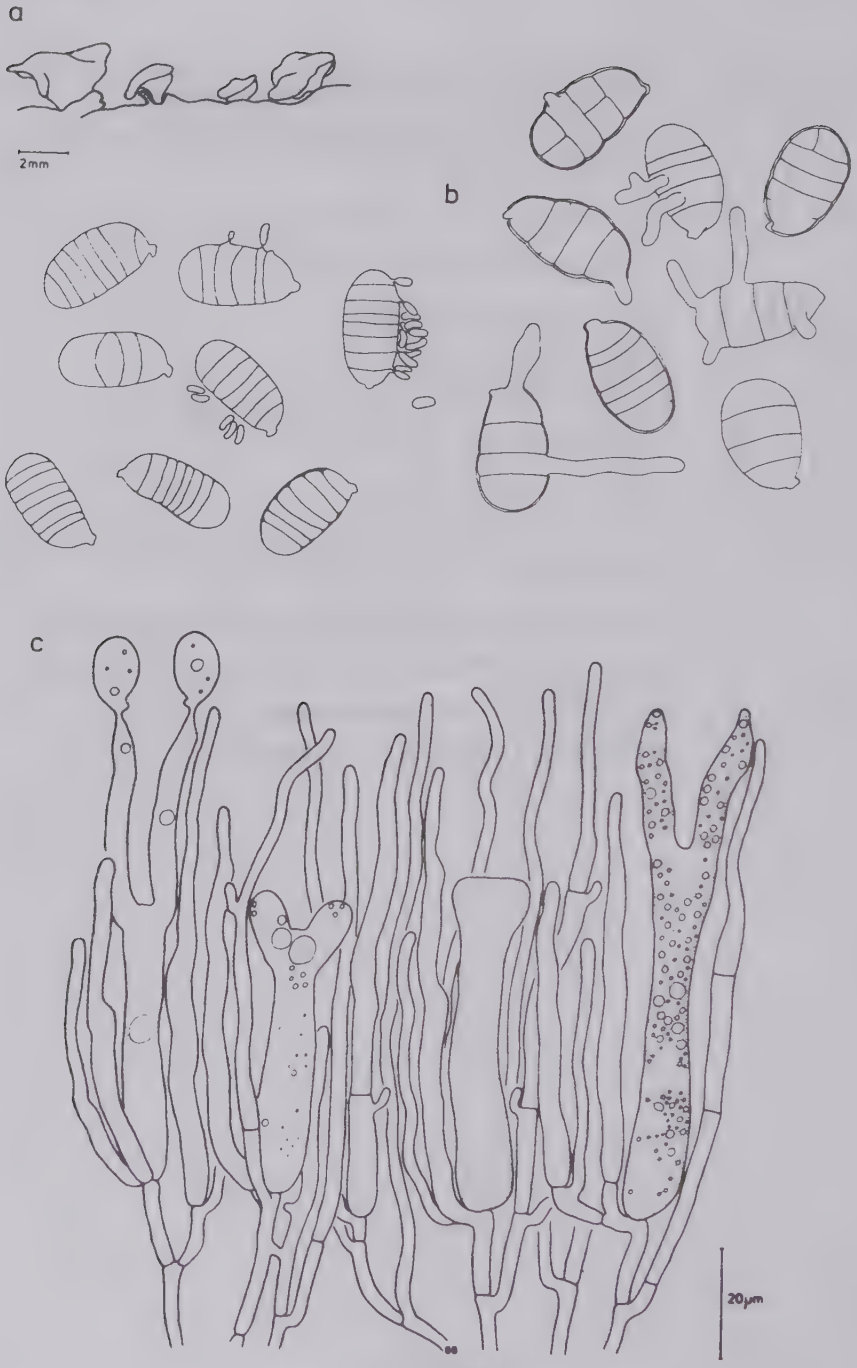


Abb. 44

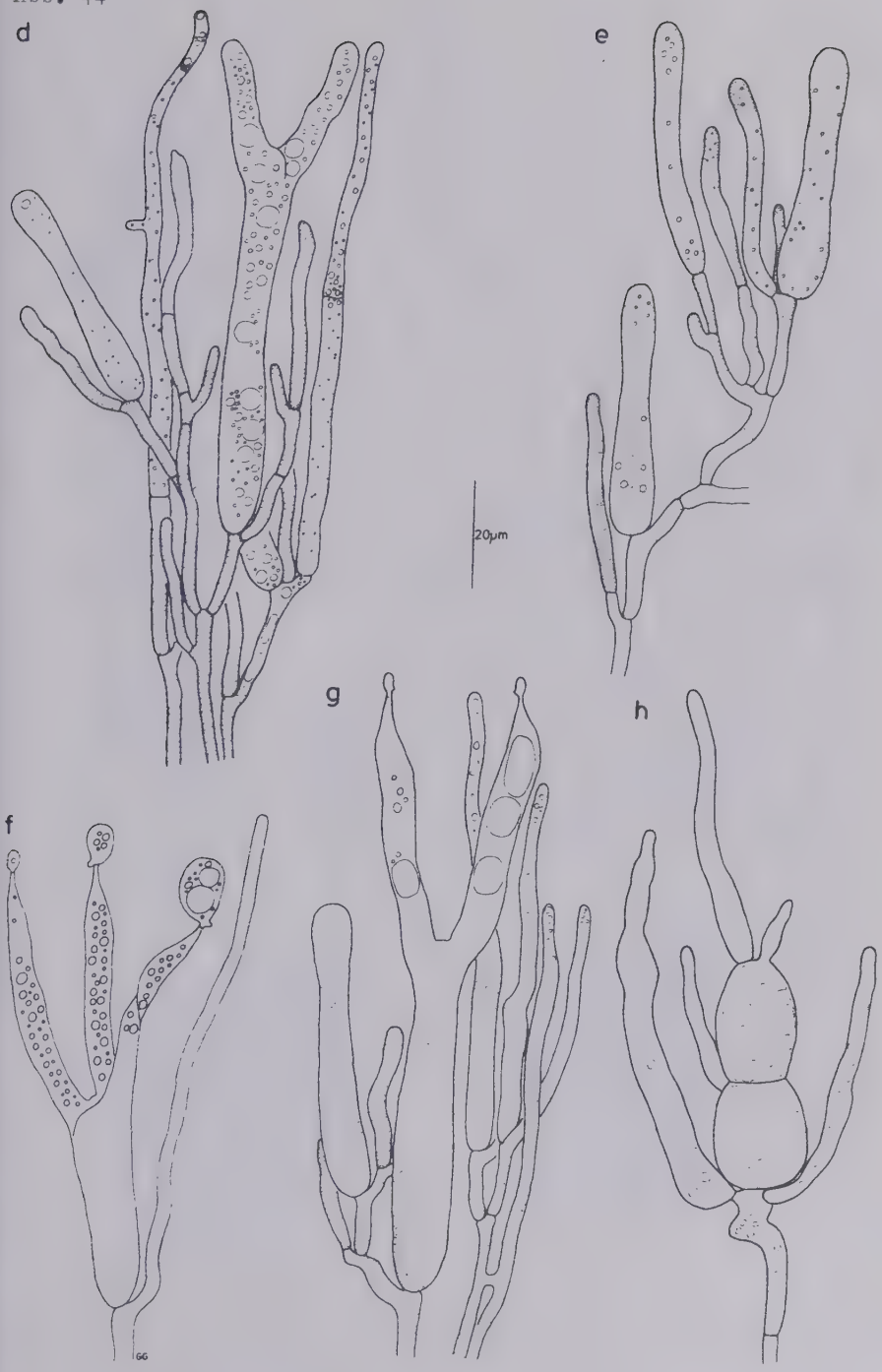
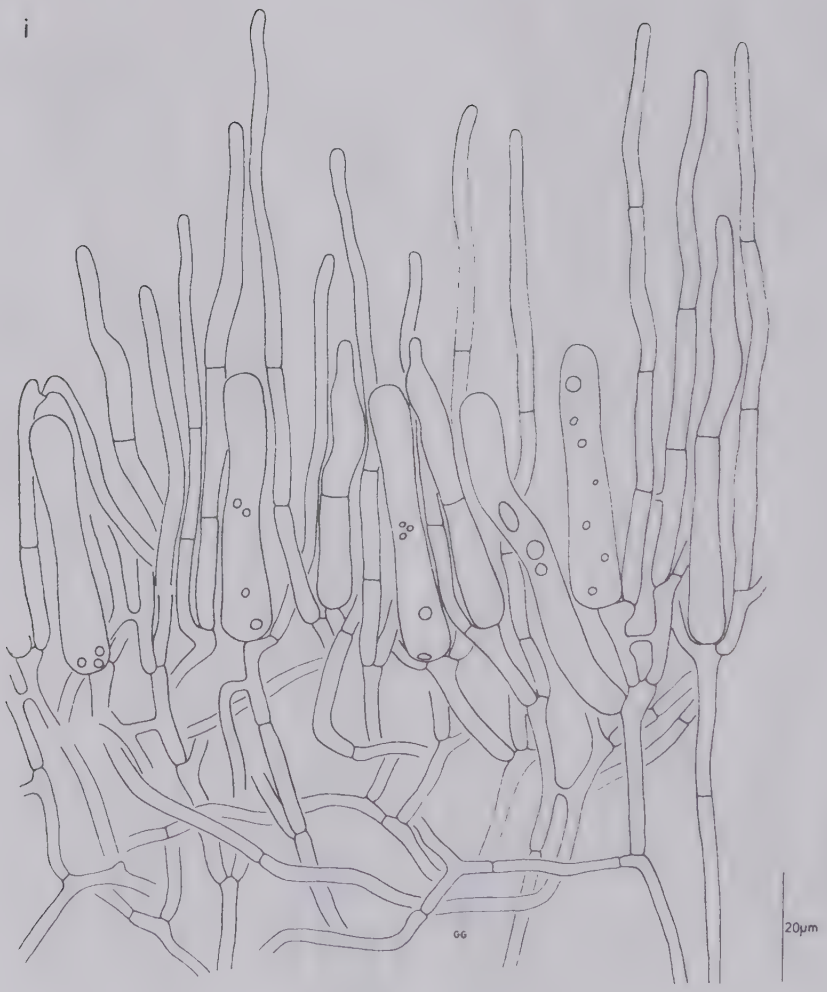


Abb. 45



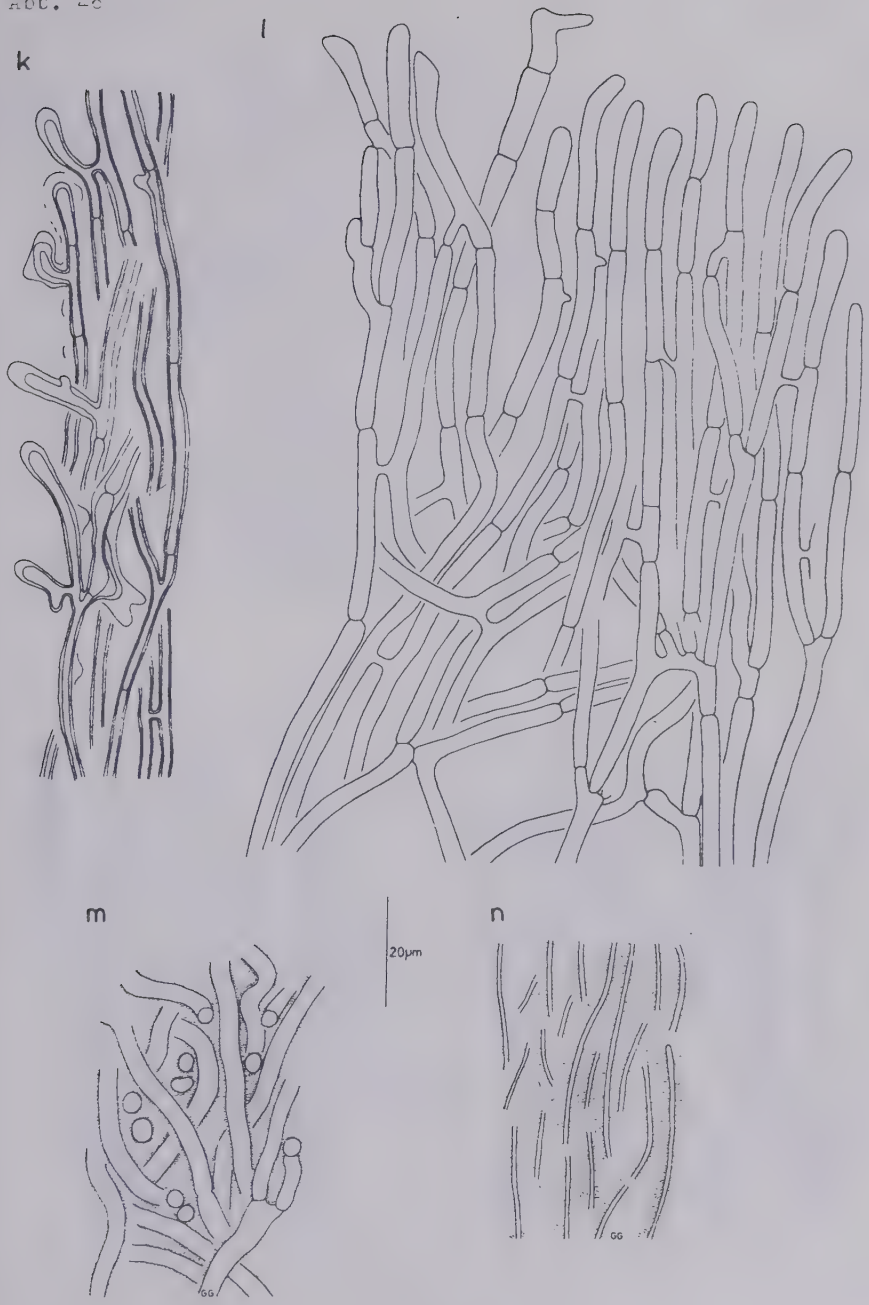

k
l
m
20µm
n
GG
GG

Abb. 47

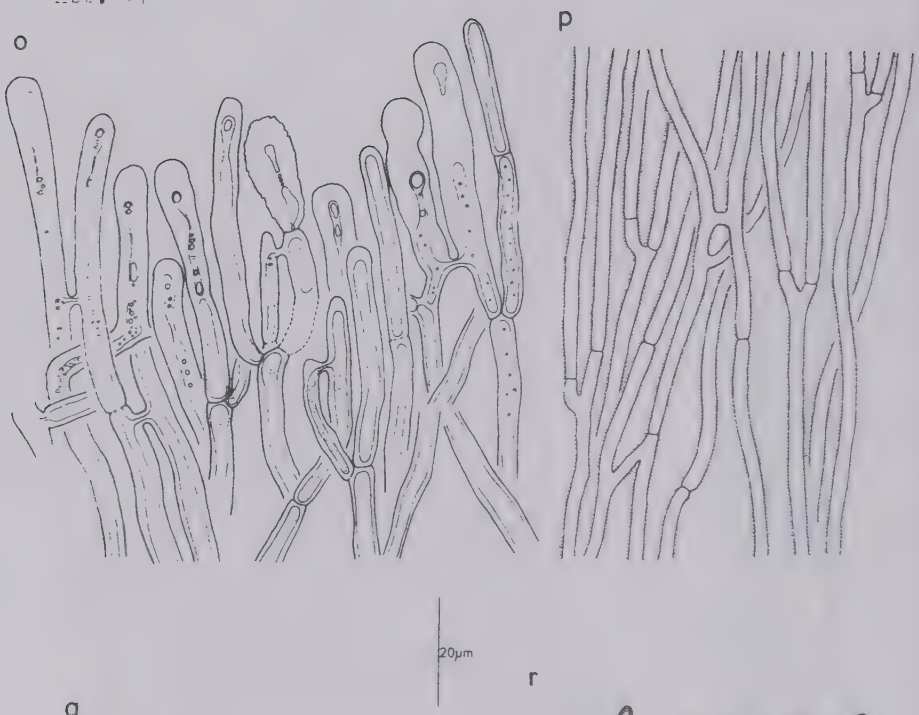
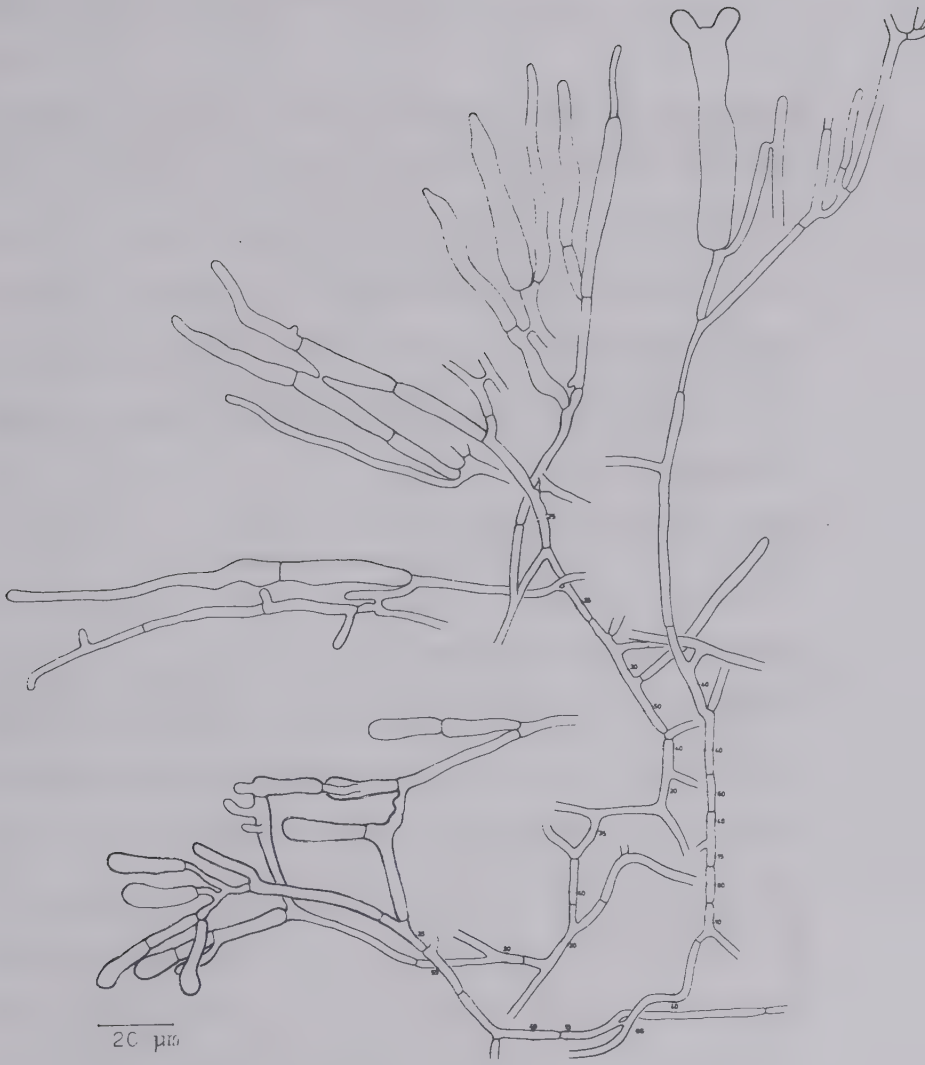


Abb. 48



4.5 Dacrymyces palmatus (Schw.)Bres.
in HÖHNEL, Öst.Bot.Z.54:425,1904.

Fruchtkörper: gesellig vorkommend, oft in dichten Gruppen, dann einen Fruchtkörper vortäuschend (3-6cm Ø); Einzelfruchtkörper nach REID (1974) Ø 1-4mm, nach KENNEDY (1958b) bis 7mm breit und 5mm hoch; Form extrem variabel, sitzend kissen- bis fächerförmig oder gestielt mit spateligem oder gewundenem, teller- oder becherartigem Kopf; wurzelnde Basis weißlich; Farbe im feuchten Zustand intensiv orange, trocken orange-rot bis dunkelrot; Konsistenz fest-gelatinös, im Alter zerfließend (Angaben nach KENNEDY, 1958b),

Sporen: länglich-oval, kaum gekrümmt; 18-20,5 x 5,5-7 µm; mit bis zu sieben Septen; gelb gefärbt; Keimung mit Mikrokonidien oder Keimschläuchen.

Septen der Hyphen ohne Schnallen.

Hymenium: bei sitzenden Fruchtkörpern den substratabgewandten Bereich einnehmend, bei gestielten Individuen an der Außenseite des kopfigen Teiles; deutlich als solche erkennbare Dikaryophysen fehlen; Basidien ohne besondere Merkmale, etwa 50 µm lang, basal 3-5 µm und apikal 8-9 µm breit.

Sterile Oberfläche: Hyphenstruktur abhängig von der Lage im Fruchtkörper; im unteren Stiel-Bereich dickwandige Hyphen (Ø bis 5µm), mit aufgeblasenem Apex (Ø bis 10µm); Zellwand teilweise geschichtet, zum Fruchtkörper-Inneren verschleimend.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen dünnwandig, mit dünner Schleim-

schicht (bis 1µm), Ø 2,5-3 µm.

Substrat: Laub- und Nadelholz.

Verbreitung: weltweit; in Mitteleuropa nur in höheren Berglagen, selten.

Die Art wurde 1832 von SCHWEINITZ als Tremella palmata beschrieben. Bresadola stellte sie 1904 (in HÖHNEL, 1904) in die Gattung Dacrymyces. Der Name Dacrymyces palmatus wird in allen späteren Arbeiten (Ausnahme: McNABB, 1973) verwendet. Erst DONK (1966) führt an, daß Tremella palmata Schw. nicht gültig ist, da der Name bereits vergeben war (Tremella palmata Schum.per Pers.1822 =Calocera cornea(Batsch ex Fr.)Fr.1827; siehe DONK,1966 und REID, 1974). Nach DONK ist möglicherweise Dacrymyces rubiformis (Fr. ex Fr.)Neuh. der korrekte Name für die Art. KENNEDY (1956a) betrachtet D.rubiformis als Synonym von D.palmatus, obwohl NEUHOFF (1936) die beiden Arten zu trennen vermag. McNABB (1973) erläutert, daß einige von NEUHOFF bestimmte Exemplare von D. rubiformis der gestielten Form von D.palmatus entsprechen. Er führt D.rubiformis bei den "Species Inquirendae" an und erklärt D.palmatus zum "nomen nudum". DONK (1966), der D.rubiformis für den frühesten verfügbaren Namen hält, kann die Übereinstimmung von D.palmatus und D.rubiformis nicht klären und behält den gebräuchlichen Namen D.palmatus bei. In seiner Arbeit führt McNABB (1973) die Art als Dacrymyces chrysospermus an. Diese Konsequenz erscheint erst dann gerechtfertigt, wenn nachgewiesen werden kann, daß D.rubiformis und D.palmatus sich nicht entsprechen. Bis zur Klärung der (Nicht-)Übereinstimmung soll D. palmatus als Artname beibehalten werden (vgl. DONK, 1966).

Fruchtkörper, makroskopisch

Die Fruchtkörperform von D.palmatus ist sehr variabel. Von sitzenden, kissenförmigen oder gehirnartig gewundenen Fruchtkörpern bis zu gestielten Vertretern mit unterschiedlich ausgeprägtem Hymeniumsteil sind alle Formen zu finden (vgl. KENNEDY, 1956a, S.313f, Fig.1 und 2). Die Fruchtkörper können einzeln stehen oder in Gruppen angeordnet sein. Sehr auffällig ist die intensiv orange Farbe im feuchten Zustand. Allen Formen gemeinsam ist nach KENNEDY (1956a) eine weißliche, wurzelnde Basis.

Die große Variabilität der Fruchtkörperform innerhalb einer Art läßt die Frage aufkommen, inwieweit dieses Merkmal als systematisches Kriterium herangezogen werden kann. KENNEDY (1956a) findet, daß die Fruchtkörperform nicht ausreicht, um die Gattungen Dacrymyces, Dacryomitra und Ditiola aufzutrennen. Bei Vertretern dieser Gattungen mit einer deutlich ausgeprägten Wurzel zeigt sich, daß die Hyphenstruktur von Dacryomitra und Ditiola heterogen ist. Die Hyphen des Stieles sind dickwandig, jene des Kopfes dünnwandig. Bei gestielten Individuen von D.palmatus fand KENNEDY (1956a) eine homogene Hyphenstruktur. Die Hyphen des Stieles waren ebenso dünnwandig wie die des Kopfes. Damit war eine Unterscheidung der habituell ähnliche Arten gegeben.

Sporen

Die Sporenmerkmale variieren nur gering (Abb.50a). In der untersuchten Aufsammlung schwankte die Größe nur um etwa 2µm (18-20 x 5,5-7 µm). KENNEDY (1956a) fand zwischen verschiedenen Kollektionen nur geringe Differenzen. Sie gibt als Sporengröße 17-21 x (4-)6-7(-8) µm an. Die Septenzahl von sieben bei reifen Sporen

ist konstant. Die nicht oder nur schwach gekrümmten Sporen sind durch eingelagerte Öltröpfchen gelblich gefärbt.

Hymenium

REID (1974) und McNABB (1973) beschreiben einfache, nicht verzweigte, zylindrische Dikaryophysen. Es ist nicht zu entscheiden, ob die Hyphen zwischen den Basidien steril bleiben oder ob sie noch bei der Basidienbildung aufgebraucht werden (Abb.50b, Abb. 51d). Sicher ist, daß mit dem Beginn der Hymeniumsdifferenzierung keine Dikaryophysen angelegt werden (wie z.B. bei Dacrymyces estonicus). Um auch solche Dikaryophysen auszuschließen, die erst in älteren Fruchtkörperstadien deutlich in Erscheinung treten, müßten gealterte Hymenien untersucht werden. Dies war leider nicht möglich.

Sterile Oberfläche

Die Ausprägung der Hyphen der sterilen Oberfläche ist abhängig vom Alter und von der Lage im Fruchtkörper. In Hymeniumsnähe sind die Hyphendurchmesser sehr variabel (1,5-4 µm). Je dicker die Zelle ist, desto dicker ist auch ihre Zellwand (Abb.52h). Die Hyphen sind teilweise aufgeblasen. Anastomosen verlaufen über größere Strecken (bis 50 µm).

Im oberen Stielbereich sind neben dünn- und dickwandigen Hyphen (Ø bis 3µm) auch solche zu finden, die kurzzellig und dickwandig sind (Ø bis 6µm). Der Apex der Endzelle kann keulig angeschwollen sein (Ø bis 7µm). Häufig wachsen die Zellen mit schmalen, dünnwandigen Fortsätzen aus.

Erst im unteren Teil des Stieles sind die Zellen so ausdifferenziert, wie es für D.palmatus als typisch gilt (Abb.52k). Die

Zellwand ist stark verdickt; das Lumen ist reduziert. Die aus dem Inneren kommenden Hyphen sind etwa 3µm breit. Ihre Zellwand kann verschleimt sein. Der Hyphendurchmesser nimmt nach außen hin auf 5µm zu. Die Endzellen sind keulig erweitert (bis 12µm). Die Zellwand erscheint in den oberen (äußeren) Teilen oft geschichtet. Kleinere Auswüchse durchwachsen die dicke Wand. Anastomosen sind häufig. Ihre Anzahl nimmt zum Fruchtkörperinneren hin zu.

KENNEDY (1956a) nennt die oben beschriebenen Strukturen der sterilen Oberfläche "cortical hairs" (S.316). Sie bemerkt, daß diese "Haare" bei den meisten Fruchtkörpern vorhanden waren. Sie konnten aber auch ganz fehlen. Die Ausbildung der "Haare" erfolge unabhängig vom Substrat der Pilze, auch wenn die Laubholzaufsammlungen eine konstantere und ausgedehntere Entwicklung der "Haar"-Bildungen aufweisen würden. REID (1974) konnte bei seinen Untersuchungen nur wenige, leicht aufgeblasene Hyphen finden. Er ist daher der Meinung, daß die Begriffe "hair" oder "cortical cells" nicht angewendet werden sollen. Da die Begriffe "Randhaare" und "Haare" im mykologischen Sprachgebrauch nicht definiert sind, wird hier auf sie verzichtet.

Fruchtkörper-Inneres

Auf die homogene Hyphenstruktur in den Fruchtkörpern von D.palmatus wurde bereits hingewiesen. Die Hyphen im Inneren des kopfigen Teiles und des Stieles sind dünnwandig und mit einer schmalen Schleimschicht (bis 1µm) versehen (Abb.50c). Der Hyphendurchmesser beträgt etwa 2,5-3µm. In jüngeren, noch nicht voll ausgereiften Fruchtkörpern sind an der Basis dickwandige

Hyphen zu finden. Der innere Teil der Basis wird von dünnwandigen, 2-3µm dicken und von dickwandigen, bis 4µm breiten Hyphen gebildet. Weiter außen sind nur noch dickwandige Hyphen (Ø bis 4µm) vertreten (Abb.51f). Das Lumen ist bis auf 1µm reduziert. Die Endzellen sind apikal angeschwollen (Abb.51g). Durch die Hyphenstruktur ist die weißliche Basis, die vor allem bei jungen Fruchtkörpern beschrieben wurde, zu erklären.

Substrat

Nach KENNEDY (1956a) kommt D.palmatus häufiger auf Nadelholz (mit oder ohne Rinde) als auf Laubholz vor.

Verbreitung

Die Art scheint in Mitteleuropa sehr selten und auf die höheren Gebirgslagen beschränkt zu sein. Weltweit gesehen wurde D.palmatus sehr häufig gefunden, was sicherlich auch auf die Größe und die auffällige Farbe zurückzuführen ist.

Abb. 49: Schematische Längsschnitte durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstadien mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces palmatus)

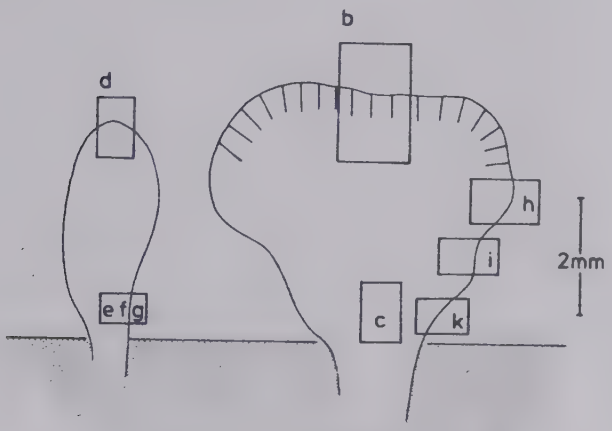


Abb. 50 a Sporen (a-k: GK 894)

b Hymenium eines gut entwickelten Fruchtkörpers

c Stiel-Inneres

Abb.51 d Junges Hymenium

e-g Basis eines jungen Fruchtkörpers

e Zentraler Teil, quer

f Zwischenform, quer

g Außenseite, längs

Abb. 52 h Sterile Oberfläche in Hymeniumsnähe

i Sterile Oberfläche, oberer Teil des Stieles

k Sterile Oberfläche, unterer Teil des Stieles

Abb. 50

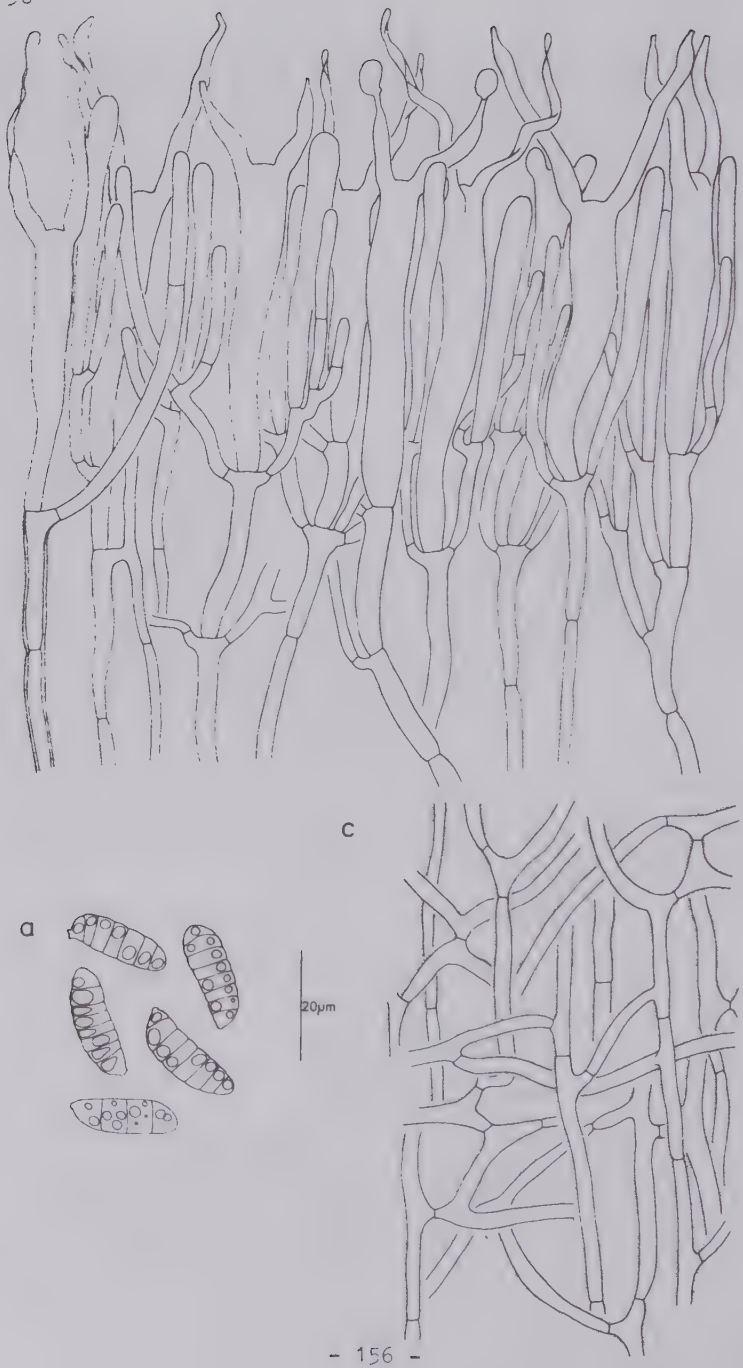


Abb. 51

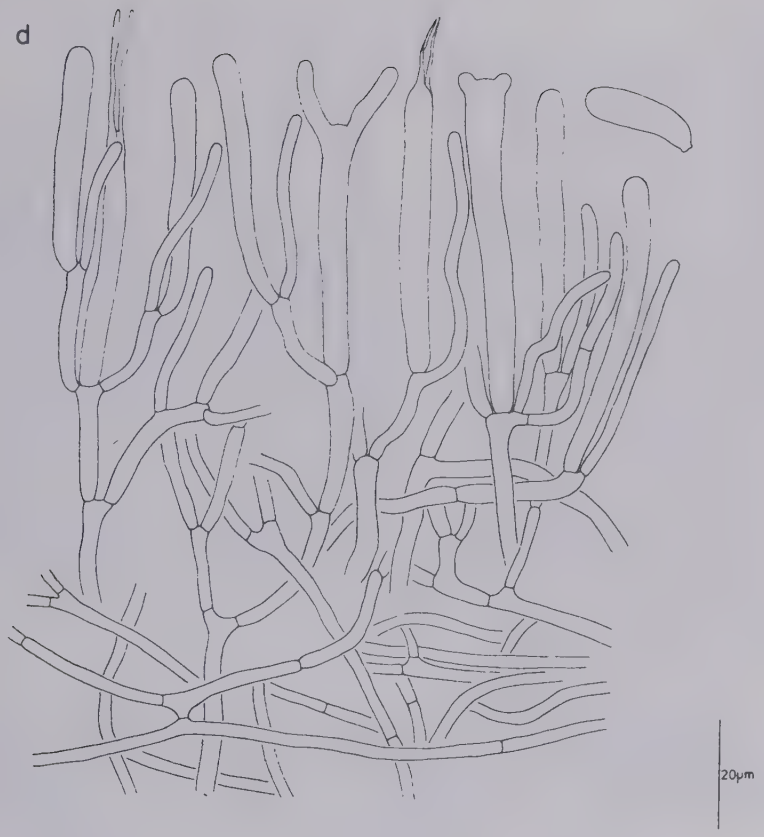
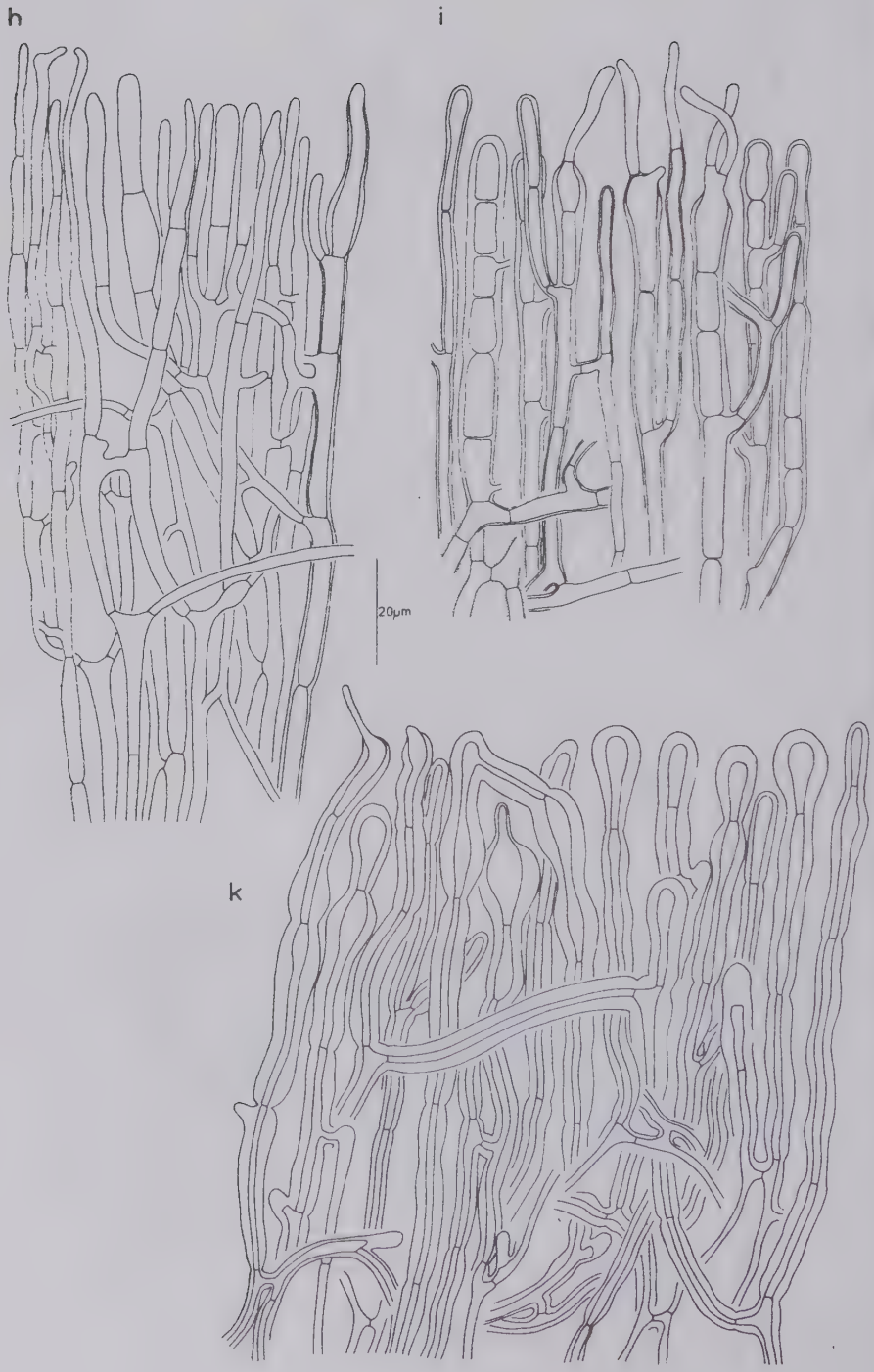


Abb. 52



4.6 Dacrymyces variisporus McNabb

N.Z.J.Bot. 11: 504, 1973.

Fruchtkörper: einzeln oder zu wenigen beisammen stehend, keine dichten Gruppen bildend; gesellig; Ø 0,7-1,5 mm, bis 6 mm hoch; jung pustelig, später kissenartig oder kreiselförmig; Oberfläche glatt, Mitte oft leicht eingesenkt; wurzelnde Basis; Farbe im feuchten Zustand blaßgelb bis gelb mit leichtem Orangeton, trocken gelb-orange; Konsistenz fest-gelatinös, im Alter zerfließend.

Sporen: länglich-oval, oft leicht gekrümmt; mit bis zu sieben Septen; gelblich gefärbt; Form und Größe sehr variabel, Größe 17,5-24 x 7,5-8,5 µm; Keimung mit Mikrokonidien oder Keimschläuchen.

Septen der Hyphen mit Schnallen.

Hymenium beschränkt auf die Oberseite der Fruchtkörper; Basidien ohne besondere Merkmale, ohne deutlich erkennbare Dikaryophysen; Basidien (45-)55-60 x 4-5(-7) µm.

Sterile Oberfläche: Hyphen dickwandig, Ø 3-4µm; Endzellen mit kugelig bis keulig erweitertem Apex (bis 10 µm), Zellwand stark verdickt.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen dünnwandig, leicht verschleimt, Ø 2 µm; Hyphen der Fruchtkörperbasis mit verdickter Zellwand.

Substrat: Nadelholz, vorwiegend Kiefer.

Verbreitung: weltweit in den gemäßigten Breiten.

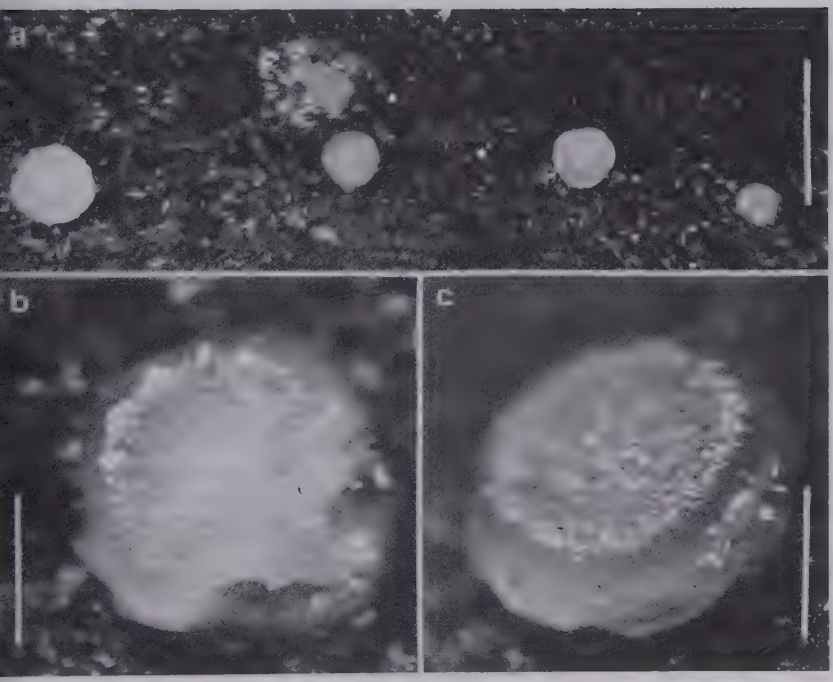
Taxonomie

Tremella abietina, von PERSOON 1796 erstmalig beschrieben und 1801 ergänzt, wurde von NEES (1816) als eine Form oder als das Konidienstadium von Dacrymyces stillatus betrachtet. FRIES (1822) führte Tremella abietina als Synonym von D.stillatus an. Diese Meinung behielt er auch dann bei, als sich seine Auffassung von D.stillatus änderte. SCHROETER (1888) erkannte Tremella abietina als den älteren Namen und tauscht die Namen aus.
Mit der Begründung, die Beschreibung von PERSOON sei zu spärlich, schlägt KENNEDY (1956b) vor, den Namen Dacrymyces abietinus Schroeter im Sinne von COKER (1920) zu benutzen. DONK (1964), der das Problem um Tremella abietina ausführlich diskutiert, kann diesem Vorschlag nicht zustimmen. Er sieht in der Beschreibung SCHROETERs ein "mixtum compositum" des Konidienstadiums von Dacrymyces stillatus und von Dacrymyces stillatus sensu Brefeld (siehe auch DONK, 1966). McNABB (1973) führt als Synonym zu D. variisporus nicht D.abietinus (Pers.ex Pers.)Schroet. an, sondern bezieht sich auf die Interpretation von D.abietinus durch amerikanische Mykologen (COKER, 1920; BRASFIELD, 1938; OLIVE, 1947; KENNEDY, 1956b). REID (1974) vermutet, daß es sich bei dem von SCHROETER beschriebenen Pilz doch um D.variisporus handeln könnte. Dagegen spricht die unterschiedliche Fruchtkörperbeschreibung bei SCHROETER und McNABB.

. 53: Fruchtkörperformen von Dacrymyces variisporus (GG 446)

a Maßstab 2 mm

b,c Maßstab 0,5 mm



Fruchtkörper, makroskopisch

Dacrymyces variisporus kommt zwar gesellig vor, doch bilden die Fruchtkörper keine dichten Gruppen (Abb.53a). Mit einer intensiv ausgeprägten gelben Farbe ist der Pilz gut auf dem Substrat zu erkennen. Doch gibt es auch wässrig-gelbe Formen, die sich farblich kaum vom Substrat abheben. Die ursprünglich pusteligen Individuen wachsen zu einer meist kissenartigen Form aus, bei der das Hymenium nur die Oberseite der Fruchtkörper einnimmmt. In der Abb.53b,c ist die rauhe Struktur des Hymeniums von der glatten, wässrigen sterilen Oberfläche zu unterscheiden.

Sporen

Der Name "variisporus" begründet sich auf der äußerst variablen Gestalt und Größe der Sporen. Bei einheimischen Material konnte diese Variabilität nicht festgestellt werden. Nur bei einer Aufsammlung (Abb.55a) war die Sporenform nicht einheitlich. Die Septen sind nicht regelmäßig eingezogen. Längssepten, wie sie von McNABB (1973) berichtet wurden, konnten nicht gefunden werden. Eine Verdickung der Sporenwände und der Septen war nicht zu beobachten.

Hymenium

Das Hymenium ist auf die dem Substrat abgewandte Oberseite der Fruchtkörper beschränkt. KENNEDY (1958b), McNABB (1973) und REID (1974) berichten von einfachen, zylindrischen Dikaryophysen, die neben den Basidien entspringen würden. Es ist nicht zu unterscheiden, ob die sterilen Hyphen zwischen den Basidien (Abb.55b, 59k) Dikaryophysen darstellen, oder ob sie nicht doch zu weiteren Basidien auswachsen.Auffällig häufig ist das Einziehen von Quersepten in den Basidien. Die Septen verhindern den Plasmarückfluß

bei der Sporenbildung.(Abb.59k). Sie sind auch bei anderen Dacrymyces-Arten zu finden und besitzen daher keine Bedeutung als systematisches Merkmal.

Sterile Oberfläche

Die sterile Oberfläche der Fruchtkörper wird von differenzierten Hyphen gebildet. Die Endzelle der dickwandigen Hyphen besitzt einen angeschwollenen Apex. Die Wand der terminalen Zelle ist besonders stark verdickt (Abb.55c). Verzweigungen und Anastomosen sind nicht häufig. Zwischen dem Hymenium und der sterilen Oberfläche liegt ein Bereich, in dem sowohl langgestreckte, apikal dünnwandige Hyphen als auch solche mit fast kugelig aufgeblasenen Endzellen zu finden sind (Abb.58i). Die Hyphen sind besonders an den Schnallen intensiv gefärbt.

Fruchtkörper-Inneres

Die Hyphen im Fruchtkörperinneren sind dünnwandig und von einer dünnen Schleimschicht umgeben (Abb.56f). In der Mitte der Fruchtkörperbasis verlaufen die leicht dickwandigen Hyphen vorwiegend in der Längsrichtung, während sie am Basisrand ein dichtes Geflecht bilden (Abb.56g, Abb.56d). Die Dicke der Zellwand nimmt nach außen hin zu. Das Zellumen wird reduziert.

Fruchtkörperentwicklung

Abb.56e und Abb.57h zeigen zwei verschiedene Stadien der Fruchtkörperentwicklung. Im frühen Stadium (Abb.56e) sind die Hyphenwände teilweise unregelmäßig verdickt. Die gleichmäßig, relativ schwach verdickte Zellwand wurde in der Abb.57h nicht eingezeichnet.Auffällig ist die starke Verzweigung der Hyphen, die in

vergleichbaren Entwicklungsstadien anderer Dacrymyces-Arten auch zu finden ist. Gegenüber dem ersten Stadium (Abb.56e) ist eine leichte Differenzierung zu verzeichnen. Die Anlage des Hymeniums wird bald erfolgen.

Substrat

D.variisporus wurde während den vorliegenden Untersuchungen immer auf Nadelholz, vorwiegend Kiefer, gefunden. KENNEDY (1958b) und McNABB (1973) geben auch Angiospermenholz als Substrat an.

Verbreitung

Bedingt durch die taxonomische Verwirrung ist es schwierig, die Verbreitung der Art anzugeben, KENNEDY (1958b) untersuchte neben amerikanischem Material auch ein Exemplar aus Schweden. McNABB (1973) nimmt eine hauptsächliche Verbreitung in Nordamerika an. Die europäischen Nennungen von Dacrymyces abietinus können nicht uneingeschränkt als Fundort für D.variisporus übernommen werden, wie es von REID (1974) gemacht wurde. Die eigenen Funde belegen das Vorkommen der Art in Europa. D.variisporus ist nicht sehr häufig.

Abb. 54: Schematische Längsschnitte durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstadien mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces variisporus)

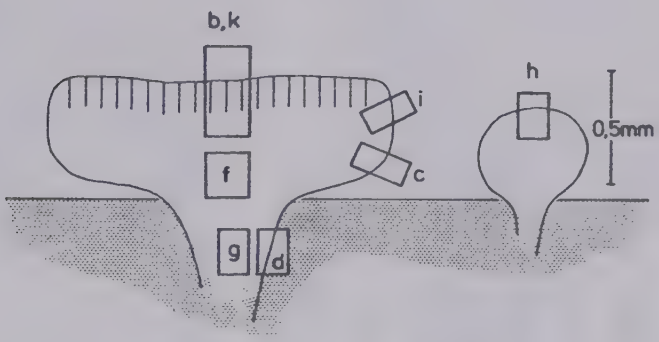


Abb. 55 a Sporen zweier Aufsammlungen (li GG 446, re GG 256)

b Junges Hymenium (GG 430)

c Sterile Oberfläche eines gut entwickelten Fruchtkörpers (GG 446)

Abb. 56 d Fruchtkörper-Basis, Rand (GG 430)

e Junger Fruchtkörper, substratabgewandter Bereich

f Fruchtkörper-Inneres (GG 430)

g Fruchtkörper-Basis, zentraler Teil (GG 430)

Abb. 57 h Junger Fruchtkörper, substratabgewandte Seite (GG 430)

Abb. 58 i Sterile Oberfläche in Hymeniumsnähe (e,i,k: GG 446)

Abb. 59 k Gut entwickeltes Hymenium

Abb. 55

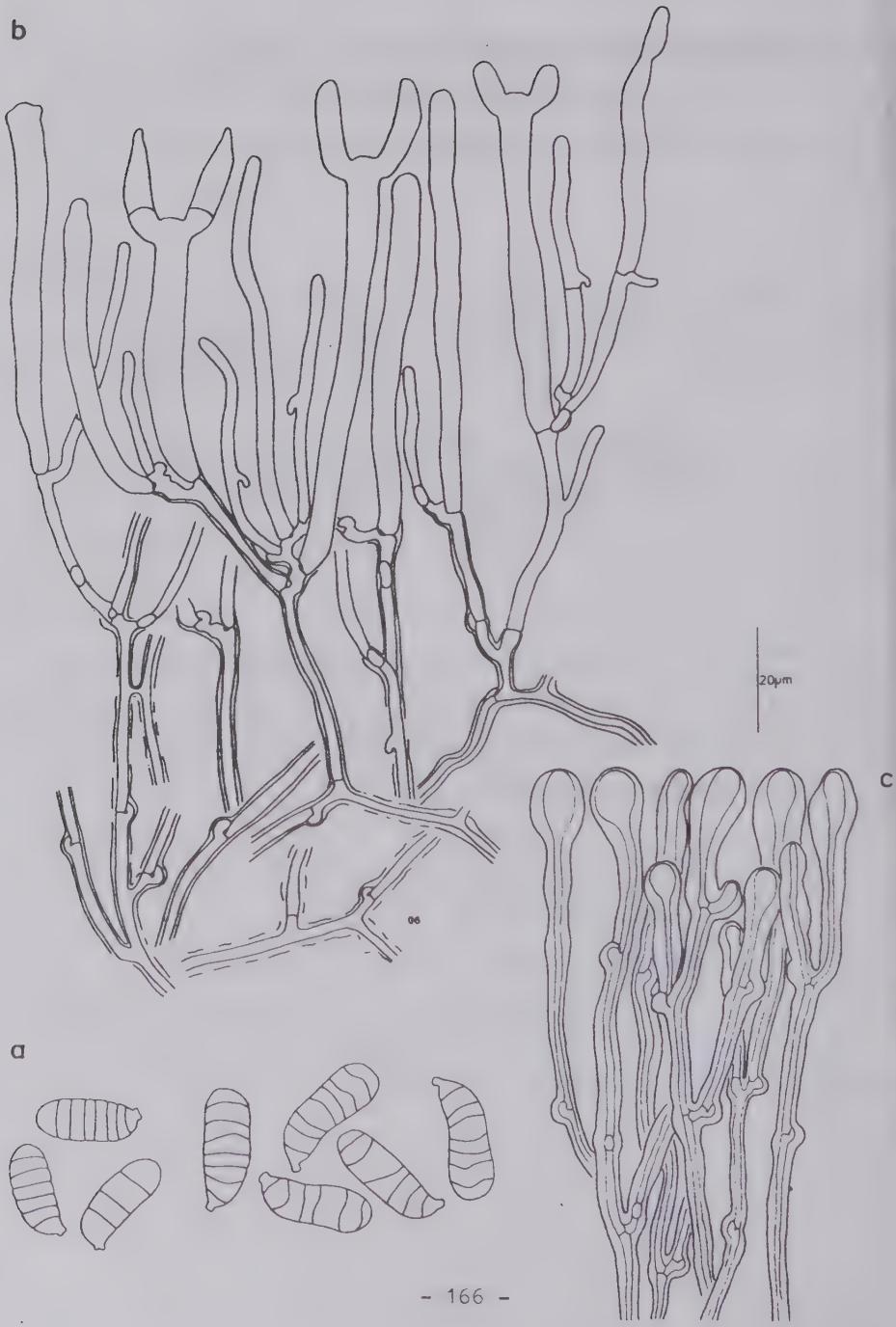


Abb. 56

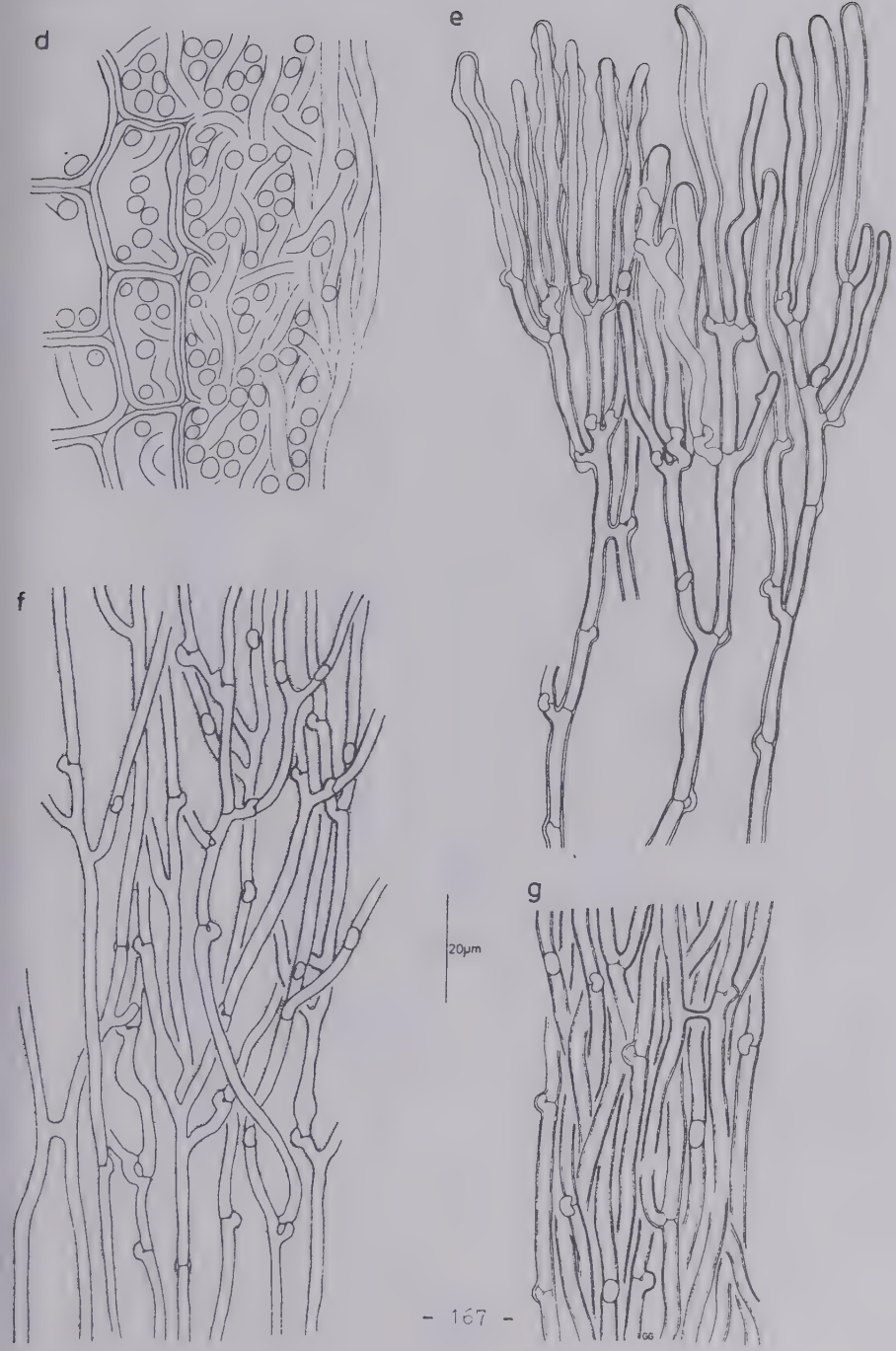


Abb. 57

Abb. 58

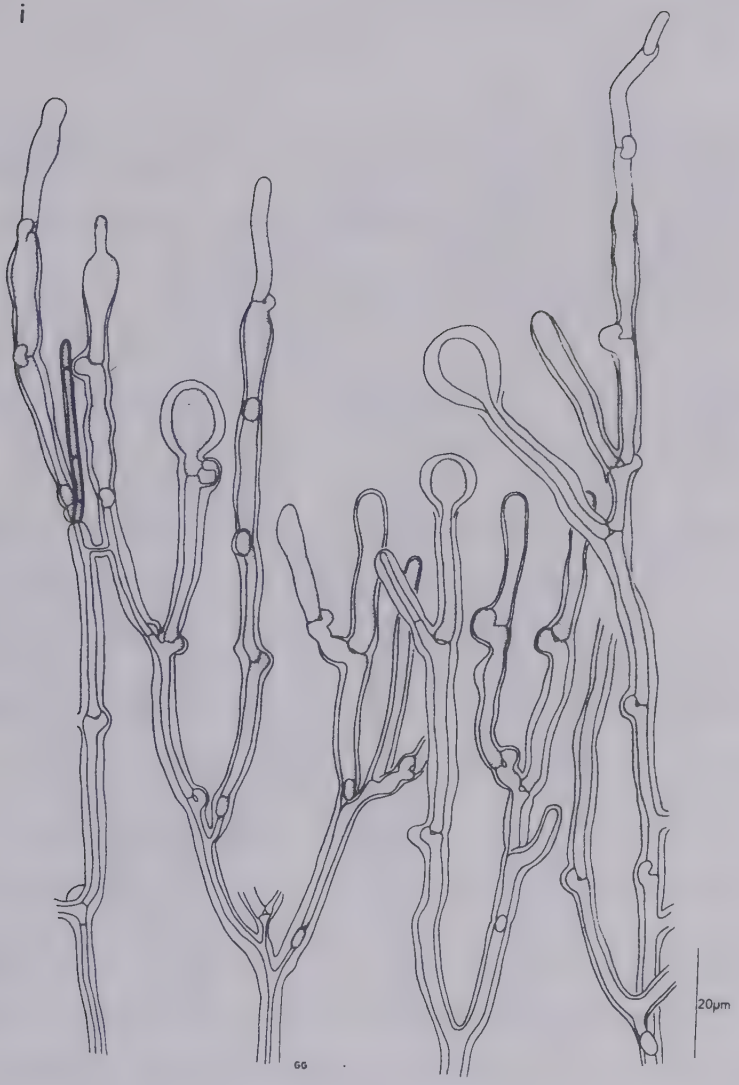


Abb. 59

4.7 Dacrymyces macnabbii Reid

Trans.Brit.Mycol.Soc.62:456,1974.

Fruchtkörper: gesellig, in größeren Beständen vorkommend; dicht gedrängt stehend, nicht ineinander zerfließend; Ø 0,5-1,5 mm; Form jung pustelig, später abflachend, oft mit eingesenkter Mitte; Farbe im feuchten Zustand weißlich-gelb bis schmutzig-gelb, teilweise nahezu hyalin, trocken ocker bis braun; Konsistenz weich bis fest gelatinös.

Sporen: länglich-oval, leicht gekrümmt; ohne oder mit einem Septum; 12-12 x 4-5,5 µm; hyalin; Sporenwand nicht verdickt; Keimung mit Keimschläuchen.

Septen der Hyphen mit Schnallen, überwiegend Schnallenbögen; Schnallen in jungen Entwicklungsstadien fehlend.

Hymenium: beschränkt auf die dem Substrat abgewandte Seite der Fruchtkörper; zusammengesetzt aus Basidien und Dikaryophysen; Basidien (30-)60-75 x 2,5-4 µm; Dikaryophysen unterschiedlich häufig vorkommend, mit verdickter Zellwand, apikal zu nicht septierten, dünnwandigen, reich verzweigten Fortsätzen auswachsend; die Länge der Basidien erreichend, 2-4 µm breit.

Sterile Oberfläche: je nach Entwicklungsstand unterschiedlich ausgeprägt; im jungen Zustand Hyphen mit Ausnahme der Endzelle mit verschleimter oder verdickter Zellwand, mit unregelmäßigen, apikalen Auswüchsen,Ø 3-4 µm; im Alter dicht gepacktes Hyphengeflecht; Hyphen und Zellwände mit unterschiedlicher Breite (bis 10 µm), Hyphenwand bis 2 µm dick, teilweise geschichtet erscheinend, unregelmäßige Auswüchse.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen der jungen Fruchtkörper ohne Schnallen, später meist mit großen Schnallenbögen, aber auch einfache Schnallen vorkommend; Hyphen dünnwandig, Ø 1,5-2 µm, mit Schleimhülle Ø 3,5-4 µm.

Substrat: Kiefer.

Verbreitung: bisher nur aus Großbritannien und Deutschland bekannt.

Taxonomie

Dacrymyces macnabbii wurde von REID (1974) zu Ehren von R.F.R. McNabb benannt. Die Art läßt sich keiner der früher beschriebenen Dacrymyces-Arten zuordnen.

Fruchtkörper, makroskopisch

Die Fruchtkörper von D.macnabbii sind sehr unscheinbar und nur durch das Auftreten in größeren Massen auffällig (Abb.60a). Die Größe der einzelnen Fruchtkörper wird von REID (1974) mit 0,5 - 1 mm angegeben, sie kann jedoch auch 1,5 mm erreichen. Junge Entwicklungsstadien sind immer pustelig. Die Fruchtkörper flachen mit zunehmendem Alter ab (Abb.60a.c). Besonders bei dichten Vorkommen ist sehr häufig eine zentrale Eindellung im Hymenium festzustellen (Abb.60a,b), die zuerst eine leicht schüsselförmige und letztendlich die von REID (1974) beschriebene discoide Form hervorruft (Abb.60b). In weniger dichten Beständen kann die Oberfläche glatt bleiben (Abb.60c). Eine einwandfreie Bestimmung der Art ist nur durch mikroskopische Merkmale möglich.

Sporen

Die Sporen von D.macnabbii sind meistens unseptiert, doch sind solche mit einem Septum auch keine Seltenheit (Abb.62b). Auf Nährmedium schwollen die Sporen zunächst an (auf etwa 20 x 7µm), zogen insgesamt drei Septen ein und keimten schließlich mit Keimschläuchen aus (Abb.63f). Die Bildung des ersten Septums kann als Beginn der Keimungstätigkeit aufgefaßt werden, da zweizellige Sporen größer als einzellige sind. Die Keimung durch Mikrokonidien konnte noch nicht beobachtet werden.

Abb. 60: Verschiedene Fruchtkörperformen von Dacrymyces macnabbii (GG 710)

a. Maßstab 2 mm

b,c. Maßstab 1 mm

a
b
c

Schnallenbögen

Wichtigstes mikroskopisches Merkmal von D.macnabbii sind die auffallenden Schnallenbögen. Nach REID (1974) sind sie am besten an der Basis der Basidien zu sehen (Abb.62a,d). Sind die Schnallenbögen subbasidial vorhanden, können sie in anderen Teilen des Fruchtkörpers fehlen (Abb.63h, Abb.64n,p). Im Hymenium können die Septen auch einfache Schnallen besitzen (Abb.64k,l). Die Schnallenbögen sind dann im Inneren des Fruchtkörpers gut ausgeprägt (Abb.63i). Sie sind nur selten in allen Teilen der Fruchtkörper gleichermaßen deutlich ausgebildet.

Hymenium

Die Basidien von D.macnabbii zeigen keine Besonderheiten. Meistens sind sie sehr dünn und langgestreckt (Abb.62a). Die Dikaryophysen sind im jungen Hymenium (Abb.66v) noch nicht von den Probasidien zu unterscheiden. Im gut entwickelten Hymenium sind sie mehr oder weniger zahlreich vorhanden (Abb.62a,d; Abb. 64l). Die Wände der Dikaryophysen sind meist leicht verdickt. Nur die apikalen Auswüchse sind dünnwandig. Die Fortsätze sind unregelmäßig angelegt und unseptiert. In Abb.62a ist eine Dikaryophyse zu sehen, die eine alte Basidie durchwächst. Im Randbereich des Hymeniums nimmt die Zahl der sterilen Elemente immer mehr zu (Abb.63e; Abb.64n,p), bis schließlich eine Struktur entsteht, wie sie in Abb.62c dargestellt ist.

Sterile Oberfläche

In dem Endstadium der Entwicklung der sterilen Oberfläche (Abb. 62c) sind die Hyphen und ihre Wände unregelmäßig verbreitert.

Die Zellwand erscheint an manchen Stellen geschichtet. Die äußeren Lagen lösen sich auf. Kleinere Auswüchse durchbrechen die dicke Wand. An den Septen sind sowohl Schnallenbögen als auch einfache Schnallen zu finden. Die Hyphen sind stark ineinander verwoben. Ihr Verlauf ist nur schwer zu verfolgen.

Fruchtkörper-Inneres

Die Hyphen im Inneren der Fruchtkörper können unterschiedlich ausgebildet sein. Während vor allem bei jungen Exemplaren die Septen nur selten eine Schnalle aufweisen (Abb.63h), ist in anderen Fruchtkörpern eine eutliche Schnallenbogenbildung zu sehen (Abb.63i). Es treten auch unregelmäßige Auswüchse der Hyphen auf (Abb.63g). Im Bereich der "Stiel"-Basis ist ein schnallenloses, unregelmäßig verdicktes Mycel ausgebildet, das in eine gelatinöse Substanz eingebettet ist. Dies trifft sowohl für die "Stiel"-Mitte (Abb.64m) als auch für den Rand zu (Abb.64o).

Fruchtkörperentwicklung

Die Fruchtkörperentwicklung bei D.macnabbii zeigt einen interessanten Aspekt: die Septen junger Stadien sind schnallenlos. Schnallenlose Entwicklungsstadien konnten auch bei Dacrymyces tortus (Kap.4.8) nachgewiesen werden. Sie waren bisher von keinem Vertreter der Dacrymyceten bekannt.
In den Abb.65r,s,t und Abb.66x bzw. den Abb.65q,u und Abb.66w sind zwei Stufen der Fruchtkörperentwicklung dargestellt. Bereits im ersten Stadium ist eine leichte Differenzierung der Hyphen in den verschiedenen Teilen des Fruchtkörpers festzustellen. In der Abb.65r ist ein Ausschnitt aus dem oberen Fruchtkörperbereich

wiedergegeben. Die Hyphen sind langgestreckt, stark verzweigt und dickwandig. Im Ausschnitt aus dem Bereich der späteren sterilen Oberfläche (Abb.65t, Abb.66x) weist die unregelmäßige Form der Hyphen auf die ausdifferenzierte Struktur hin. Die Hyphen in der Fruchtkörpermitte (Abb.65s) lassen sich mit denen der Fruchtkörperbasis im reifen Stadium vergleichen (Abb.64m,o). Erfolgt eine Streckung der Zellen, wird ein Zustand erreicht, wie er in der Abb.63h dargestellt ist.
Im nächsten Stadium (Abb.65q,u; Abb.66w) ist die Differenzierung noch weiter fortgeschritten. Im "Hymeniumsbereich" treten Hyphen mit nicht mehr verdickter Zellwand auf (Abb.65u, rechts). Die Hyphen in der Abb.65q zeigen keine großen Unterschiede zu den entsprechenden der Abb.66x. An der Basis geht eine äußere Schicht dickwandiger Hyphen in eine innere Schicht unregelmäßiger, in Schleim eingebetteter Hyphen über. Schnallenlose Septen, für junge Entwicklungsstadien charakteristisch, sind in reifen Individuen an den Hyphen der Basis und gelegentlich auch im Inneren der Fruchtkörper zu finden.

Substrat

D.macnabbii scheint auf die Kiefer als Substrat beschränkt zu sein. Der Pilz ist auf unterschiedlich dicken, meist noch sehr festen Ästen zu finden.

Verbreitung

Seit der Erstbeschreibung von REID (1974) sind die dieser Arbeit zugrunde liegenden Funde die ersten Nachweise von D.macnabbii. Die Art scheint in mitteleuropäischen Nadel- oder Laubnadelwäldern recht häufig zu sein. Die bisher bekannten Vorkommen

beschränken sich auf Großbritannien und Deutschland.
Aufgrund der relativ geringen Anzahl der Funde können bezüglich der Substratwahl und der Verbreitung keine endgültigen Aussagen gemacht werden.

Abb. 61: Schematische Längsschnitte durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstufen mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces macnabbii)

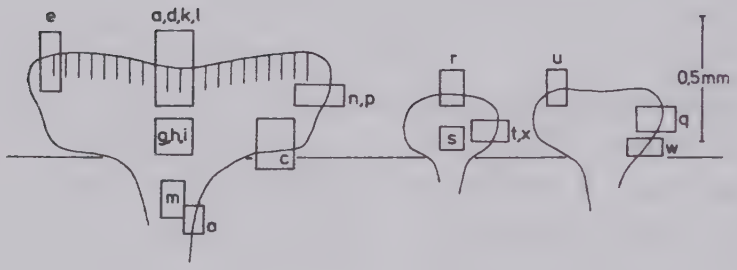


Abb. 62 a Hymenium eines gut entwickelten Fruchtkörpers (GG71C)

b Sporen (oben GG 71C, unten GG 290)

c Sterile Oberfläche, Endstadium (GG 290)

d Hymenium (GG 71C)

Abb.63 e Übergang vom Hymenium zur sterilen Oberfläche

f Keimende Sporen (GG 71C)

g Fruchtkörper-Inneres, mit Auswüchsen der Hyphen

h Fruchtkörper-Inneres, schnallenlose Septen (GG 621)

i Fruchtkörper-Inneres, Schnallenbögen (e,i: GG 521)

Abb. 64 k Hymenium ohne Schnallenbögen (g,k: GG 290)

l Hymenium (GG 521)

m Basis-Mitte (GG 621)

Abb. 64 n Sterile Oberfläche eines jungen Fruchtkörpers (GG 521)

o Basis-Rand (GG 621)

p Sterile Oberfläche (GG 521)

Abb. 65 Fruchtkörperentwicklungsstadien (q-u: GG 621)

q Stadium II, substratzugewandter Teil

r " I, substratabgewandter Teil

s " I, Fruchtkörper-Inneres

t " I, substratzugewandter Teil

u " II, substratabgewandter Teil

Abb. 66 v Junges Hymenium (GG 521)

w Fruchtkörperentwicklungsstadium II, Basisrand

x Fruchtkörperentwicklungsstadium I, substratzugewandter Teil (w,x: GG 621)

Abb. 62

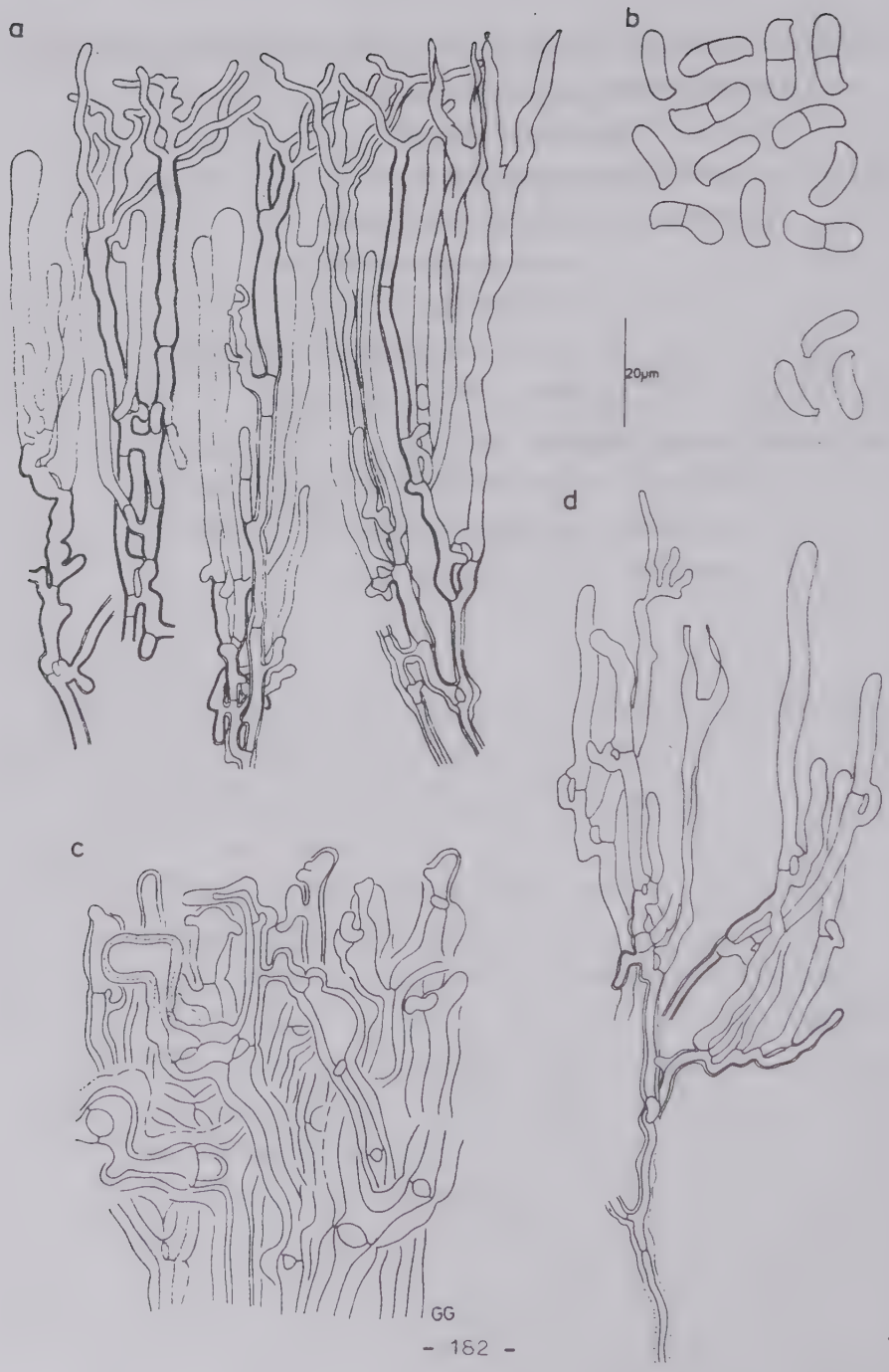


Abb. 63

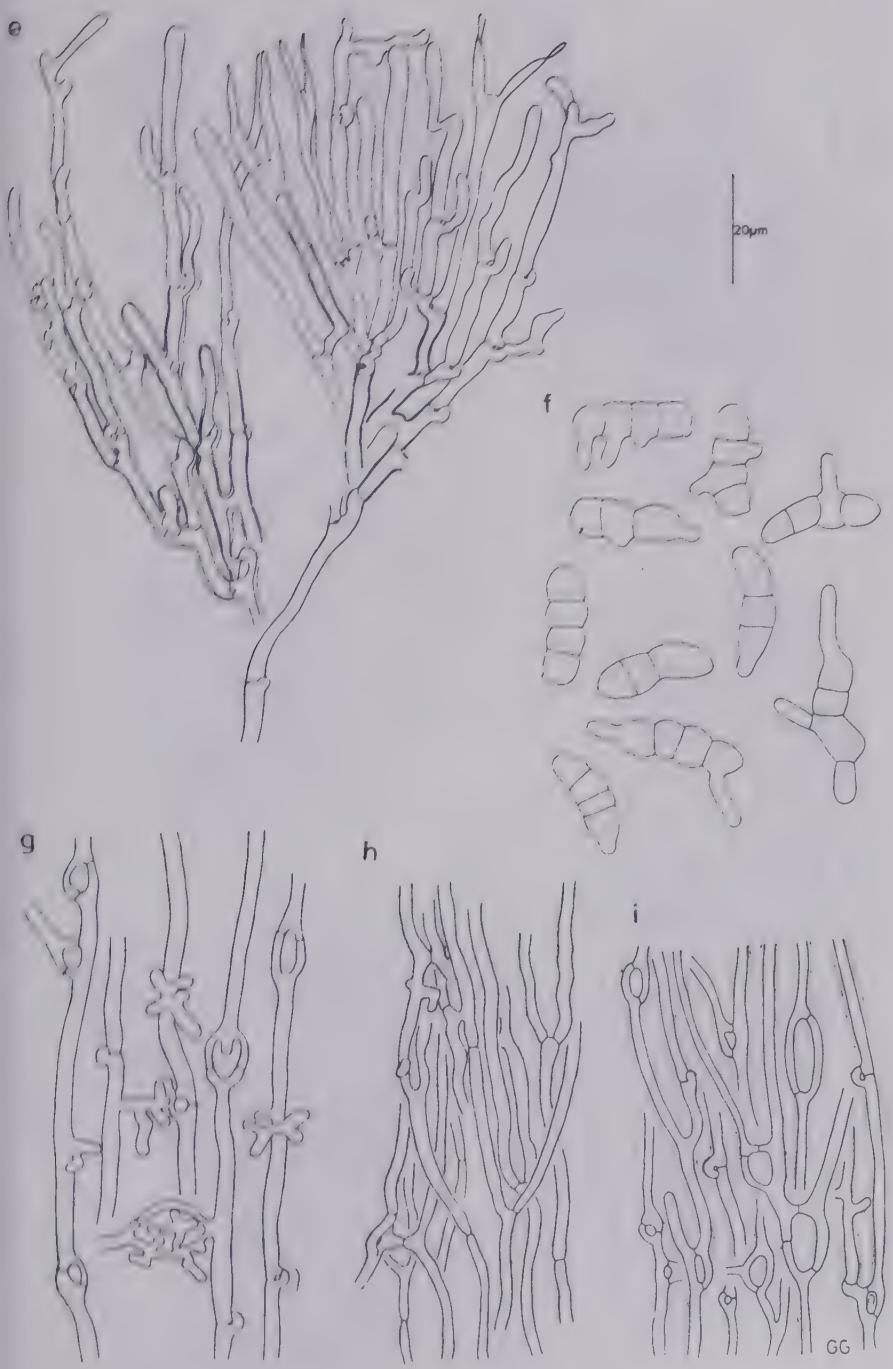


Abb. 64

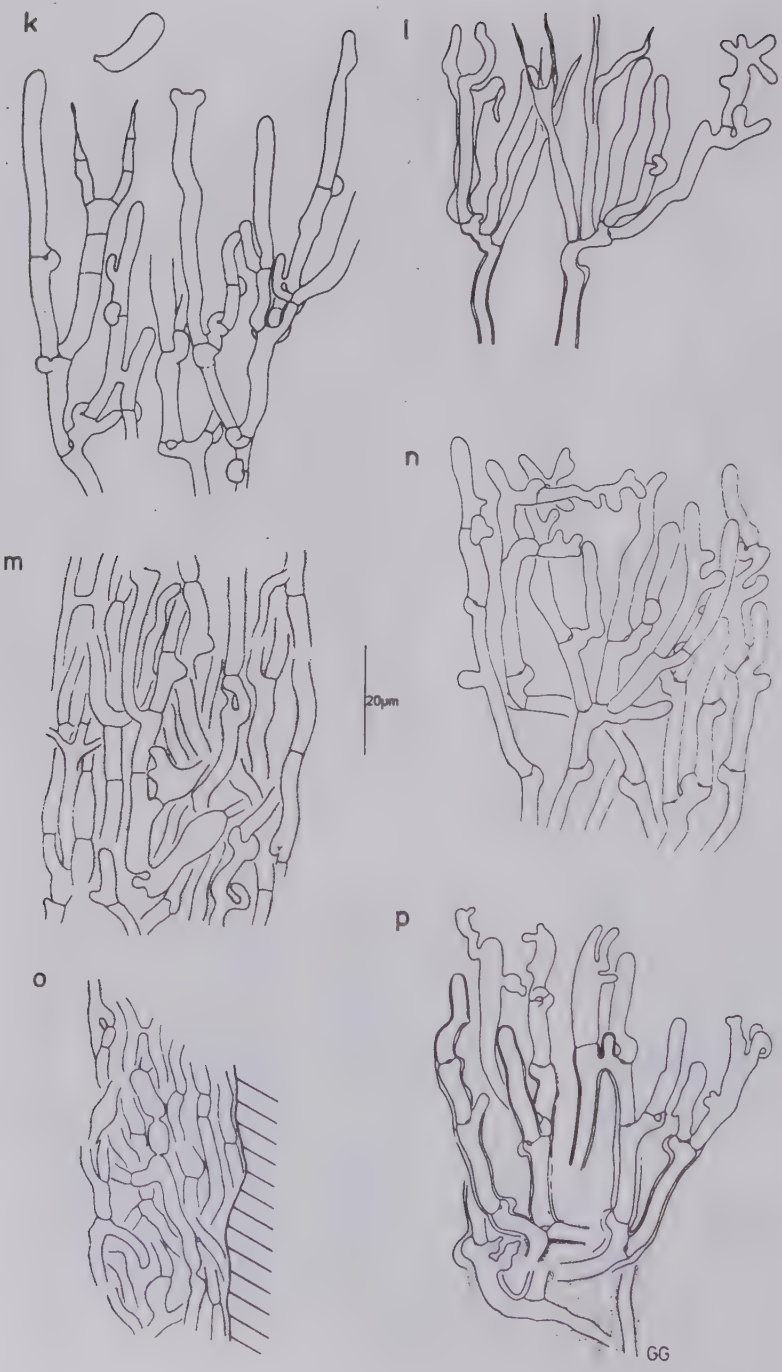


Abb. 65

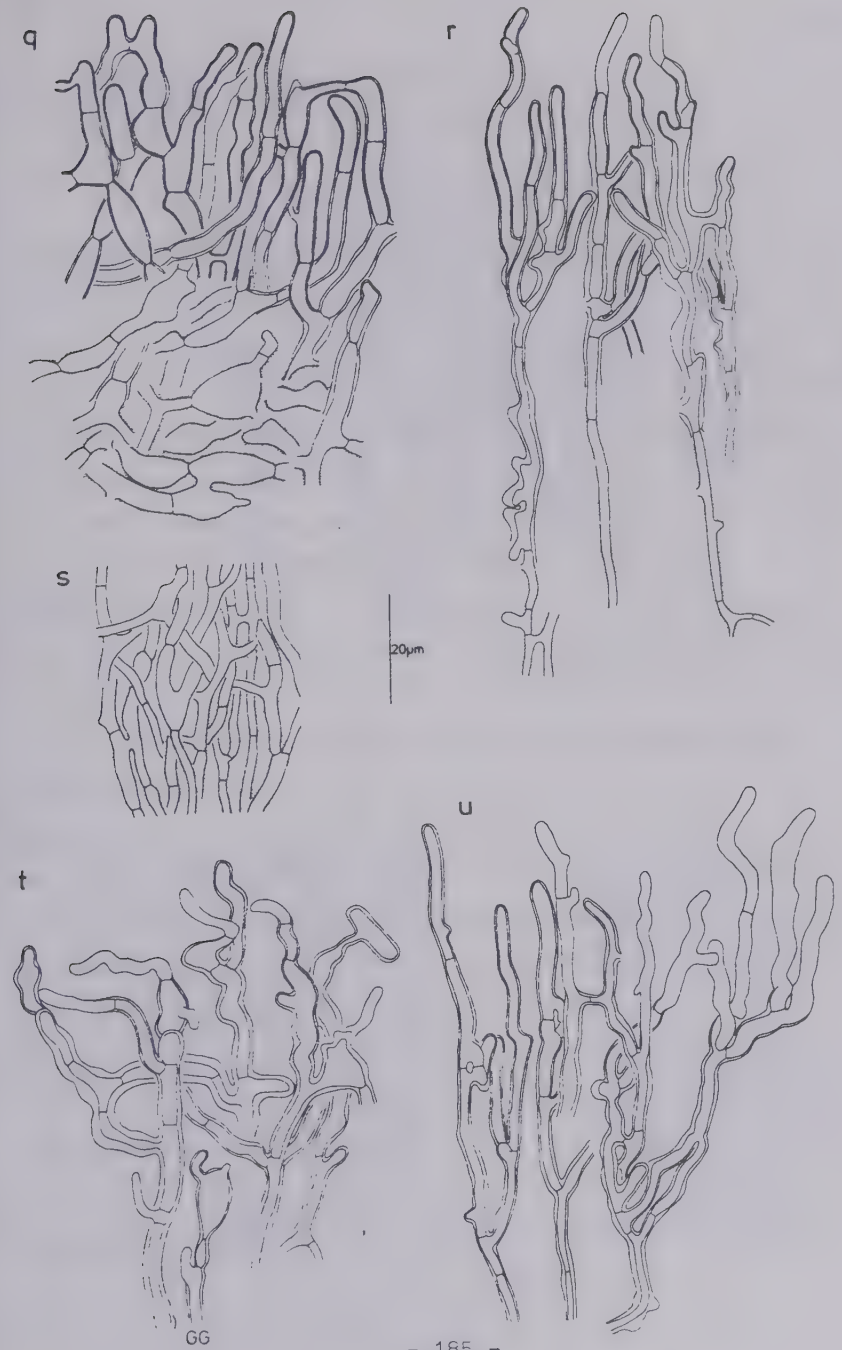
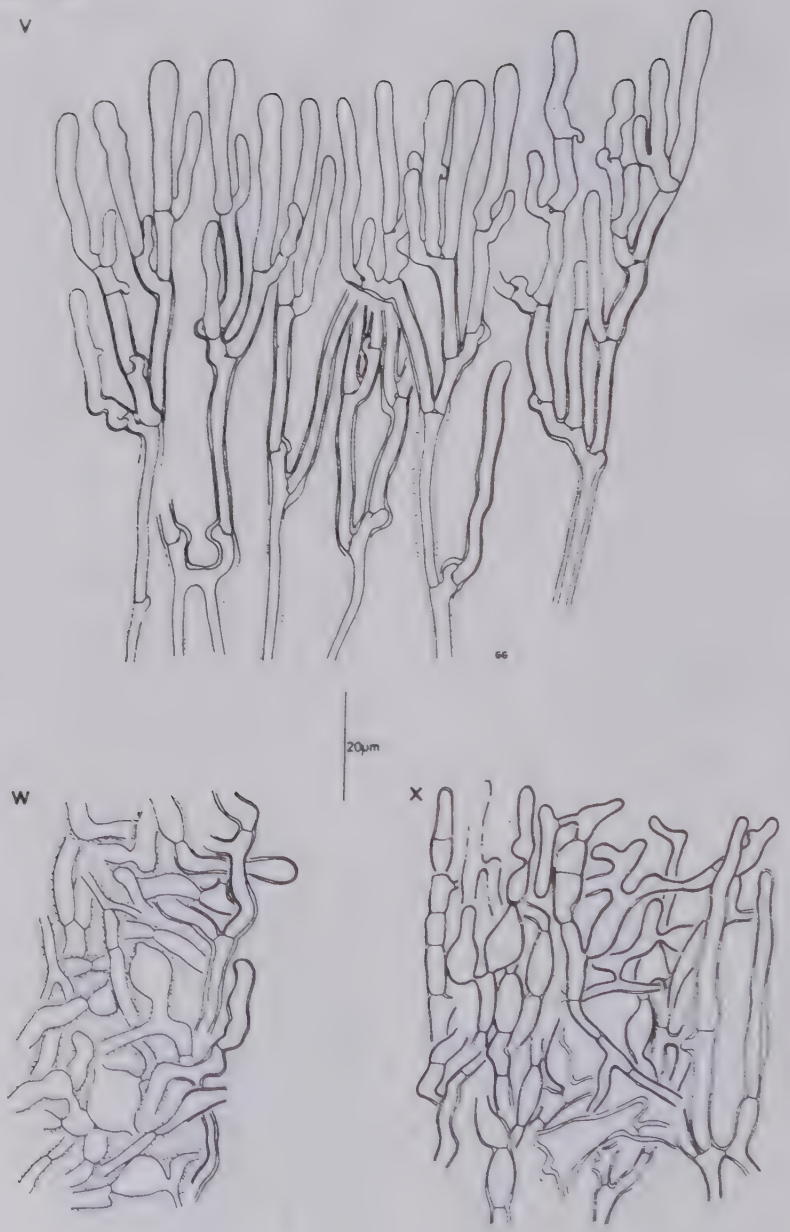


Abb. 66



4.8 Dacrymyces tortus (Will.)Fr.

Elench fung. 2: 36, 1828.

Fruchtkörper: gesellig, meistens in größeren Beständen vorkommend; einzeln, in kleinen Gruppen stehend oder zu dichten Verbänden zusammengelagert; Ø 0,3-1mm ,selten darüber; größere Bestände mit Durchmesser von mehreren Zentimetern; Form jung pustelig, später abgeflacht; Oberfläche glatt, mit eingesenkter Mitte oder auch stark gewunden; im Alter zerfließend; Farbe im feuchten Zustand schmutzig-gelb bis ocker, trocken hell- bis dunkelbraun; Konsistenz fest-gelatinös.

Sporen: länglich-oval, leicht gekrümmt; 10-13 x 3,5-4,5 µm, selten mit einem Septum; hyalin; Keimung mit Keimschläuchen oder Mikrokonidien (oval, 4,5-6 x 1-1,5 µm).

Septen der Hyphen mit Schnallen; junge Entwicklungsstadien schnallenlos.

Hymenium: auf die Oberseite der Fruchtkörper beschränkt; mit Basidien und Dikaryophysen; Basidien 30-40 x 2,5-6 µm; Dikaryophysen unterschiedlich häufig, dünnwandig, 1-2 zellig, die Länge der Basidien erreichend (ohne Fortsätze), apikal unregelmäßig auswachsend; Auswüchse ohne Septen, Ø 2-3 µm.

Sterile Oberfläche: die dem Substrat zugewandte Seite der Fruchtkörper einnehmend; dickwandige, gleichmäßig breite Hyphen mit meist apikalen, verzweigten Auswüchsen (Ø 2µm, Länge bis 60µm), Septen selten mit Schnallen.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen dünnwandig, Ø 2,5-4 µm, hyalin, in

gelatinöse Substanz eingebettet, deshalb nur schwer erkennbar.

Substrat: Nadelholz, vorwiegend Kiefer.

Verbreitung: weltweit.

Taxonomie

DONK (1964) und McNABB (1973) diskutieren die nomenklatorische Verwirrung um D.tortus ausführlich. Hier soll nur eine kurze Zusammenfassung gegeben werden. Die erste Beschreibung von FRIES (1828) stimmt mit der von WILLDENOW (1788) überein. In der neuen Interpretation der Dacrymyces-Arten führt FRIES (1838) D.tortus als Synonym von D.deliquescens an. Nach einigen, dadurch verursachten Mißverständnissen, überführt PATOUILLARD (1883) D.tortus in die neue Gattung Guepiniopsis. Später (1887) bemerkt er seinen Irrtum und gibt dem als Guepiniopsis tortus interpretierten Pilz den Namen G.merulina. In der amerikanischen Literatur wird später der Name G.tortus für eine Art verwendet, die Guepiniopsis minuta OLIVE (1954) entspricht. Die europäischen Bearbeiter verwenden D.tortus weiterhin in der ursprünglichen Bedeutung. NEUHOFF (1936) trennt D.tortus in D.punctiformis und D.romellii auf. DONK (1964, 1966) und KENNEDY (1958b) vertreten die Meinung, daß die beiden Arten D.punctiformis und D.romellii als unterschiedliche Entwicklungsstadien einer Art, nämlich D.tortus aufgefaßt werden können. KENNEDY (1958b) behält den jüngeren Namen D.punctiformis bei und wird darin auch von REID (1974) in ihrer Meinung unterstützt. Der korrekte Name ist nach DONK (1964, 1966) und McNABB (1973) D.tortus.

Abb. 67: Fruchtkörperformen von Dacrymyces tortus

a. Maßstab 0,5 mm (GG 720)

b. Maßstab 1 mm (GG 708)

a
b

Abb. 68: Fruchtkörperformen von Dacrymyces tortus

a. Glatte und gewundene, freistehende Fruchtkörper
   Maßstab 1 mm (GG 720)

b. Fruchtkörperverband; Maßstab 1 mm (GG 708)

c. Leicht schüsselförmige Fruchtkörper
   Maßstab 0,5 mm (GG 509)

d. Pustelig-abgeflachte Fruchtkörper
   Maßstab 1 mm (GG 509)

e. Pustelige Fruchtkörper; Maßstab 1 mm (GG 647)

f. Pustelige Fruchtkörper; Maßstab 0,5 mm (GG 647)

a
b
c
d
e
f

Fruchtkörper, makroskopisch

Dacrymyces tortus ist sehr vielgestaltig. Es ist daher nicht verwunderlich, daß NEUHOFF (1936) die Art aufgrund ihres äußeren Erscheinungsbildes aufspaltete. Die verschiedenen Formen (Abb. 67, Abb.68) scheinen weniger altersbedingt zu sein, wie KENNEDY (1958b) vermutete, sondern werden durch die Populationsdichte hervorgerufen. Fruchtkörper mit glatter Oberfläche (Abb.68c-f), bei NEUHOFF D.punctiformis, kommen meistens in kleineren, weniger dichten Beständen vor, während die gewundenen Formen (bei NEUHOFF D.romellii) häufig so dicht stehen, daß die Abgrenzung der Individuen kaum möglich ist (Abb.67b, Abb.68b). Es sind jedoch auch einzeln stehende, gewundene Fruchtkörper zu finden (Abb.67a, Abb.68a). In der Farbe hebt sich D.tortus kaum vom Substrat ab. Die Art ist aber durch das bei günstiger Witterung meist massenhafte Auftreten relativ leicht zu finden. Eine eindeutige Bestimmung ist aufgrund der Formenvielfalt nur mikroskopisch möglich.

Sporen

Die Sporen von D.tortus sind meistens unseptiert (Abb.70a). Selten sind sie zweizellig. Die Keimung durch Mikrokonidien war bisher nicht bekannt. Sporen, die auf Nährmedium ausgestreut wurden, schwollen zunächst an und zogen dann ein Septum ein (Abb.70c). Anschließend erfolgte die Keimung mit Keimschläuchen.

Hymenium

Die Basidien zeigen keine auffälligen Merkmale. Dikaryophysen wurden bereits von anderen Autoren (McNABB, 1973; REID, 1974) erwähnt. Die Beschreibungen stimmen jedoch nicht mit den Dikaryo-

physen der Abb.70d, 71f-h überein. Es ist zu vermuten, daß REID und McNABB junge Stadien der Hymeniumsentwicklung (Abb.71g, Abb. 72n) vorliegen hatten und noch nicht differenzierte Hyphen als Dikaryophysen interpretierten. Die Dikaryophysen, wie sie hier verstanden werden, treten erst in einem späteren Stadium auf. Im gut entwickelten Hymenium sind die Dikaryophysen nicht sehr zahlreich und besitzen nur geringe Auswüchse. Im gealterten Hymenium sind sie aufgrund ihres zahlreichen Vorkommens und der hüfigen Verzweigungen sehr auffallend. Wie aus der Abb.71f zu ersehen ist, werden durch das Anlegen der Dikaryophysen alle Hyphenendigungen aufgebraucht. Das Hymenium ist erschöpft. Basidien und Dikaryophysen werden nicht gleichzeitig im jungen Hymenium ausdifferenziert. Die Dikaryophysenbildung setzt erst im gut entwickelten Hymenium ein und erreicht ihr Maximum, wenn keine Basidien mehr gebildet werden.

KENNEDY (1958b) vermutet, daß die unterschiedliche Häufigkeit der Dikaryophysen auf die Ernährungsbedingungen zurückzuführen ist. Bei besseren Wachstumsbedingungen würden mehr Basidien und weniger Dikaryophysen gebildet. Neben der altersabhängigen Anzahl der Dikaryophysen ist auch ein unterschiedlich häufiges Vorkommen in den Fruchtkörper festzustellen. Ob diese Unterschiede durch Ernährungsfaktoren bestimmt werden, ließ sich nicht nachprüfen.

Sterile Oberfläche

Die Differenzierung der sterilen Oberfläche erfolgt gleichzeitig mit der des Hymeniums. Im jungen Stadium ragen die Hyphenendigungen aus einer gelatinösen Masse heraus (Abb.71i). Die dick-

wandigen Hyphen wachsen apikal zu dünnwandigen, verzweigten Fortsätzen ohne Septen aus. Mit fortschreitender Entwicklung (Abb.70b, Abb.71k) verschleimen die Hyphenwände immer mehr. Die Auswüchse sind wesentlich stärker ausgeprägt. Sie liegen dann entweder den Ursprungshyphen auf (Abb.70b) und bilden ein dichtes Geflecht, oder sie stehen aufrecht ab (Abb.71k).

Fruchtkörper-Inneres

Die Hyphen im Fruchtkörperinneren sind dünnwandig und in eine gelatinöse Masse eingebettet (Abb.70e). Die subhymenialen Hyphen besitzen eine verdickte Zellwand (Abb.71g), die sich mit zunehmendem Alter auflöst und verschleimt (Abb.70d, Abb.71f). Auch die primär dicken Wände der Hyphen der sterilen Oberfläche (Abb. 71i) lösen sich auf (Abb.70b, Abb.71k). Der Übergang von den dünnwandigen, verschleimten Hyphen zu den dickwandigen des äußeren Fruchtkörperbereiches erfolgt allmählich.

Fruchtkörperentwicklung

KENNEDY (1958b) fand bei ihren Untersuchungen Fruchtkörper von D.tortus, die keine Schnallen besaßen. Sie vermutete, daß das Fehlen der Schnallen entweder auf "Umwelteinflüsse" zurückzuführen sei,oder daß schnallenlose Entwicklungsstadien vorlägen. Es konnte jetzt nachgewiesen werden, daß in jungen Fruchtkörperanlagen keine Schnallen gebildet werden (Abb.72l).
Die dünnwandigen, reich verzweigten Hyphen junger Entwicklungsstadien (Abb.72l) erheben sich aus einer Basis mit dickeren, in eine gelatinöse Substanz eingebetteten Zellen. Die Schnallenbildung an den Septen setzt sehr bald ein (Abb.72m). Mit zunehmendem Alter verdicken die Hyphenwände immer mehr (vgl.

Abb.72m und Abb.72o). Zur Fruchtkörpermitte hin löst sich die Zellwand auf. Gelegentlich liegt sie den Hyphen, besonders an Schnallen, noch schollenartig auf. Die Abb.71g und Abb.72n (hier wurden die verdickten Zellwände nicht eingezeichnet; sie sind entsprechend denen in der Abb.71g vorhanden) zeigen die nächste Entwicklungsstufe mit jungen Hymeniumsanlagen.

Substrat und Verbreitung

D.tortus scheint auf Nadelholz als Substrat beschränkt zu sein. Das Vorkommen ist weltweit belegt (siehe REID, 1974). Die Art ist in Mitteleuropa sehr häufig und nach den Vertretern der D.stillatus-Gruppe am häufigsten zu finden.

Abb. 69: Schematische Längsschnitte durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstufen mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces tortus)

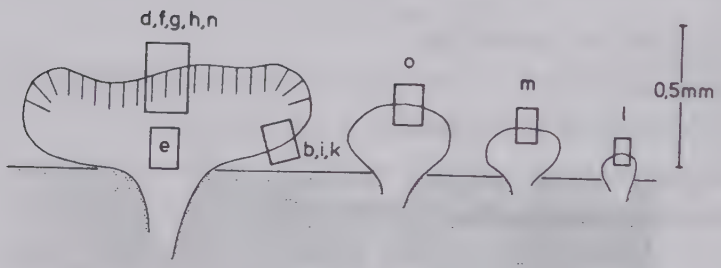


Abb. 70 a Sporen (re-li: GG 648, 501, 509)

b Sterile Oberfläche eines gut entwickelten Fruchtkörpers (GG 509)

c Keimende Sporen (GG 647)

d Hymenium eines gut entwickelten Fruchtkörpers (GG 501)

e Fruchtkörper-Inneres (GG 501)

Abb. 71 f Hymenium eines alten Fruchtkörpers (GG 509)

g Junges Hymenium (GG 509)

h Hymenium (GG 647)

i Sterile Oberfläche eines jungen Fruchtkörpers (GG501)

k Sterile Oberfläche eines gut entwickelten Fruchtkörpers mit abstehenden Auswüchsen (GG 647)

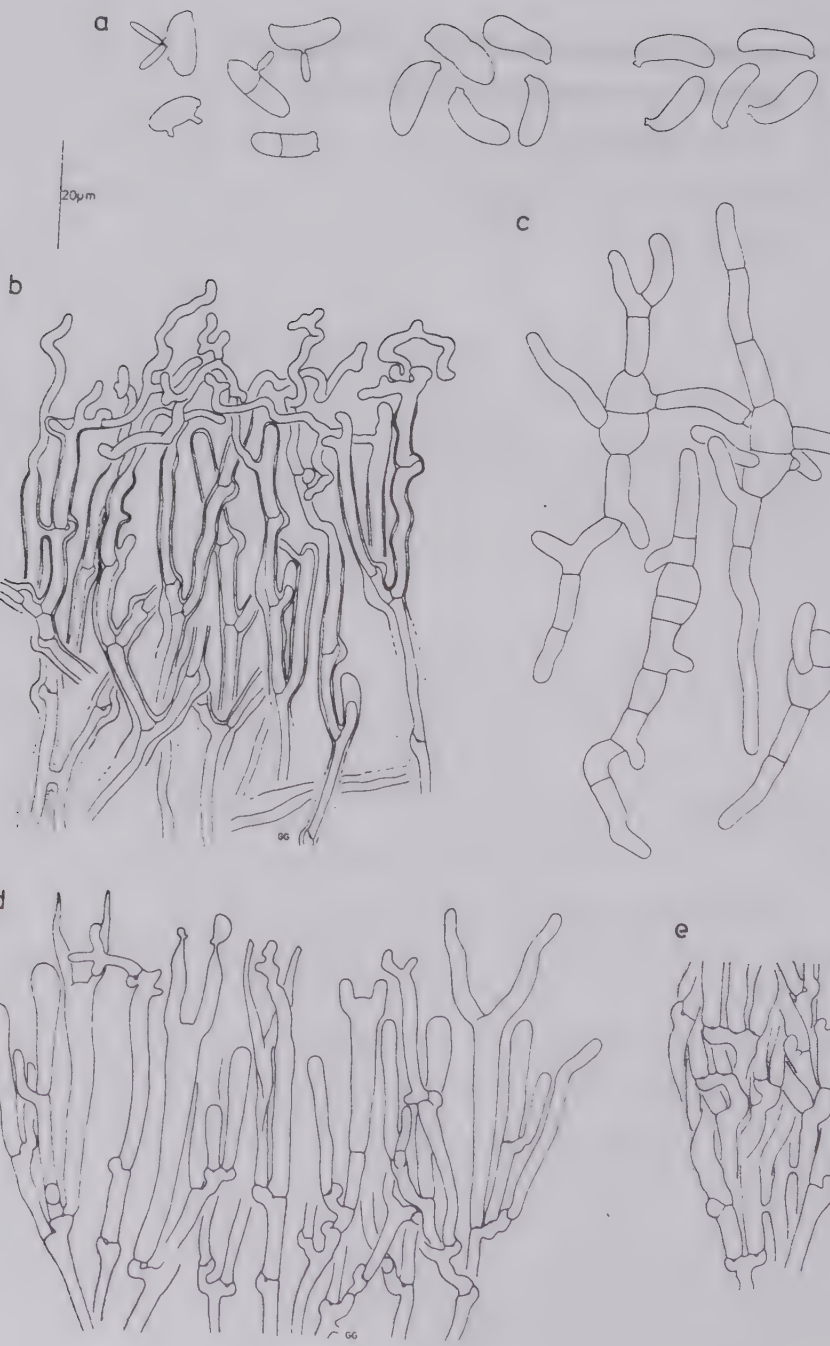
Abb. 72 l Jüngste Fruchtkörperanlage (Stadium I)

m Fruchtkörperentwicklung, Stadium II

n Junges Hymenium

o Fruchtkörperentwicklung, Stadium III

(l: GG 647; m-o: GG 509)


a
20µm
b
c
d
e

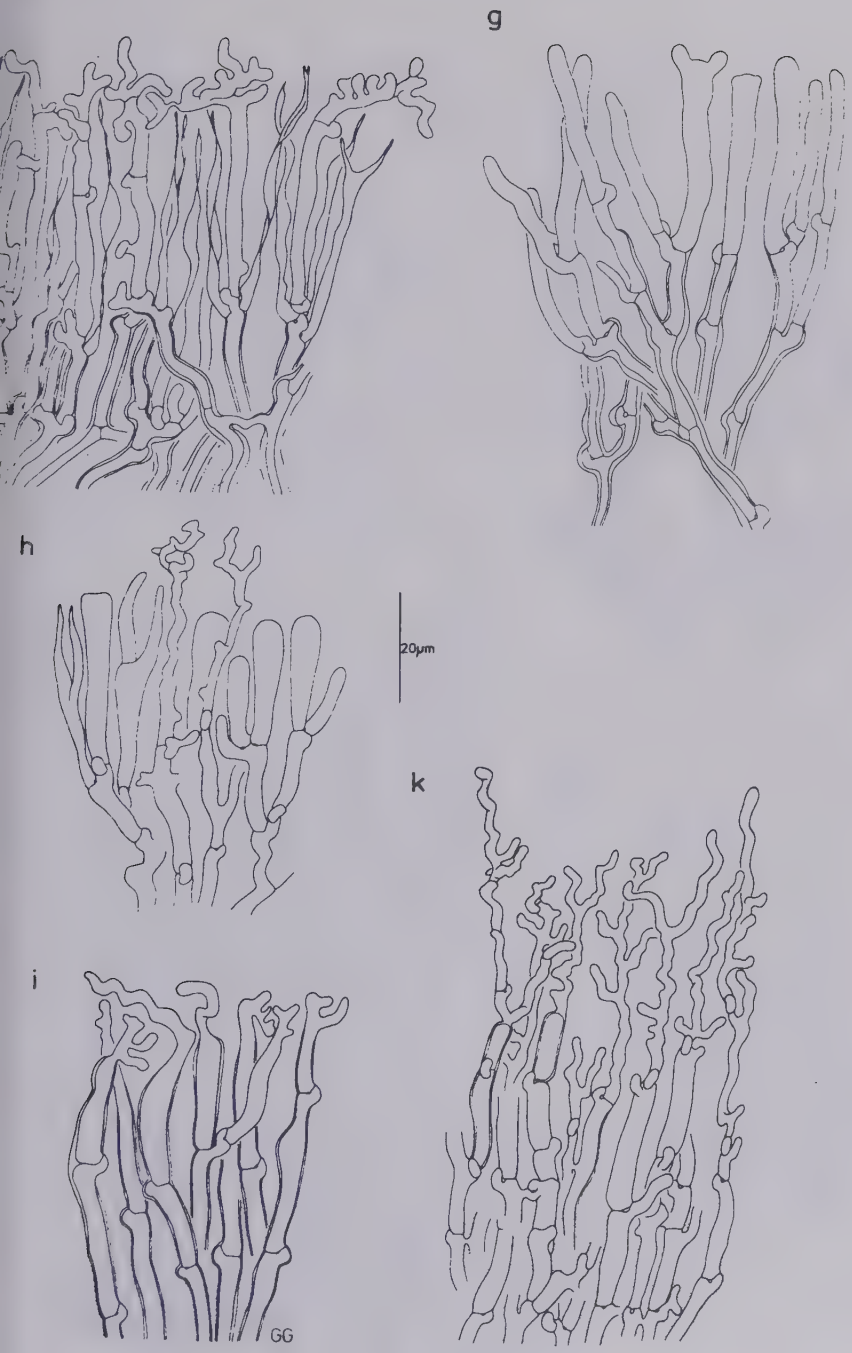
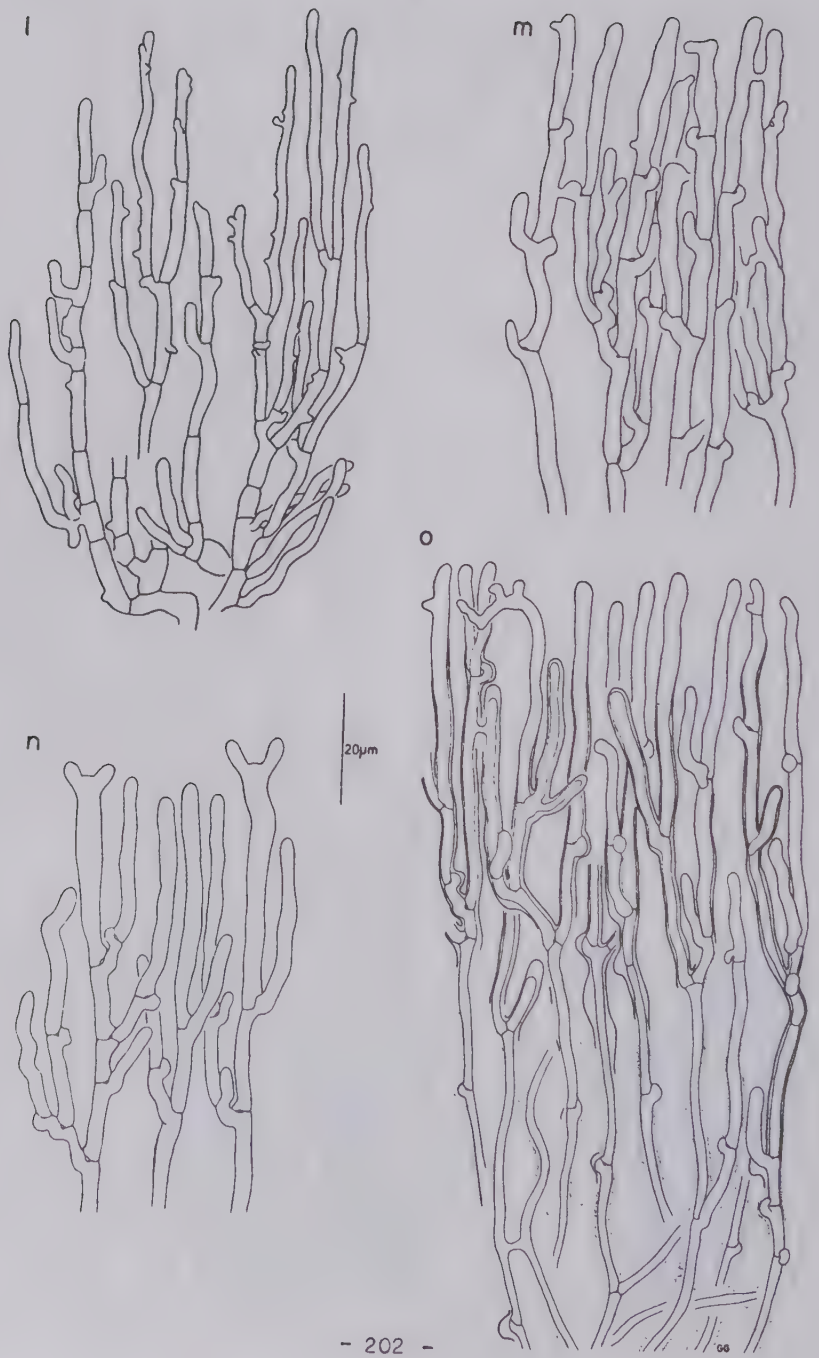

g
h
20µm
k
i
GG

Abb. 72



4.9 Dacrymyces enatus (Berk. & Curt.) Massee
J.Mycol. 6: 182, 1891.

Fruchtkörper: gesellig, Ø 0,25-0,6 mm, meistens zu größeren Verbänden zusammengelagert (bis 1 cm); Form jung pustelig, später abflachend, einzeln stehende Fruchtkörper mit glatter Oberfläche, im Verband mehrfach gewunden; Farbe im feuchten Zustand ocker bis braun, trocken braun bis dunkelbraun; Konsistenz unterschiedlich gelatinös.

Sporen: länglich-oval, leicht gekrümmt; 10-13 x 4-5 µm; meistens mit einem Septum; hyalin; Keimung mit Mikrokonidien (oval, 4 x 1 µm) oder Keimschläuchen.

Septen der Hyphen mit Schnallen.

Hymenium: auf die Oberseite der Fruchtkörper beschränkt; zusammengesetzt aus Basidien und Dikaryophysen; Basidien mit leicht verdickter Zellwand, 20-30 x 2,5-5 µm; Dikaryophysen unterschiedlich häufig, teilweise unregelmäßig geformt, die Größe der Basidien erreichend, mit vor allem apikalen Auswüchsen.

Sterile Oberfläche: Hyphen mit oft irregulär verdickter Zellwand, apikal leicht aufgeblasen, mit apikalen oder subapikalen Auswüchsen (Ø 2 µm), die dicke Zellwand durchbrechend, verzweigt, ohne Septen; Endzellen etwa 20-30 x 3-4,5µm (basal), bis 7µm apikal.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen dünnwandig, hyalin, unregelmäßig verbreitert oder aufgeblasen; in gelatinöse Substanz eingebettet; Ø meist 2 µm, aber von 1-6 µm schwankend.

Substrat: ausschließlich Laubholz.

Verbreitung: weltweit.

Abb. 73: Fruchtkörperformen von Dacrymyces enatus (GG 667)

a. Flacher Fruchtkörperverband

Maßstab 0,5 mm

b. Pusteliger Fruchtkörperverband

Maßstab 0,5 mm

b

Taxonomie

Dacrymyces enatus wurde ursprünglich als Tremella enata beschrieben und 1891 in die Gattung Dacrymyces überführt. Von COKER (1920) wird die Art (mit einer guten Beschreibung) in die Gattung Arrhytidia gestellt. Er begründet dies mit der sehr festen, wachsartigen Struktur der Fruchtkörper und dem dünnen, resupinaten Film zwischen den Fruchtkörperanlagen (S.239). Sowohl die feste Konsistenz als auch der resupinate Film, der bei extrem günstigen Umweltbedingungen auch bei anderen Dacrymyces-Arten zu finden ist, können nicht als trennende Merkmale zwischen Dacrymyces und Arrhytidia angesehen werden. Von KENNEDY (1958b) wird D.enatus in zwei Varietäten getrennt. Die Varietät macrospora unterscheidet sich aufgrund der vierzelligen, etwas größeren Sporen von der Varietät enatus. McNABB (1973) führt an, daß bei D.enatus var. macrospora mit Ausnahme der etwas größeren Sporen mit verdickten Wänden und Septen keine weiteren Unterscheidungsmerkmale zu D.enatus var. enatus vorliegen würden.

Eine D.enatus var. macrospora entsprechende Aufsammlung konnte für die vorliegende Arbeit nicht gefunden werden.

Fruchtkörper, makroskopisch

In ihrem äußeren Erscheinungsbild ist D.enatus mit D.tortus und D.macnabbii vergleichbar. Die Art hebt sich mit ihrer Farbe kaum vom Substrat ab und ist nur in größeren Beständen zu erkennen (Abb.73). Die Angaben für die Fruchtkörperdurchmesser (0,25-0,6mm) liegen unter den Werten von KENNEDY (1958b), McNABB (1973) und REID (1974; 0,5-2mm bzw. 1-3 mm).

Die kleinen Fruchtkörper können sich zu größeren Verbänden vereinigen und einen größeren Fruchtkörper vortäuschen. Es sind zwei Typen der Zusammenlagerung zu unterscheiden. Beim ersten Typ stehen die Fruchtkörper eben nebeneinander (Abb.73a). Der zweite Typ gleicht einem großen, pusteligen Fruchtkörper mit gewundener Oberfläche (Abb.73b). Eine Abgrenzung der Individuen ist in beiden Fällen nicht möglich.

Sporen

Die zweizelligen, dünnwandigen Sporen können sowohl mit Keimschläuchen als auch mit Mikrokonidien auskeimen (Abb.75a). Die Bildung von Mikrokonidien war bisher nicht bekannt. Auf Nährmedium erfolgt die Keimung durch Keimschläuche. Nach mehrwöchigem Wachstum der Kultur finden sich neben einem überwiegenden, dicht gepackten, schnallenlosen Mycel, an dem Mikrokonidien gebildet werden, auch Hyphen mit Schnallen (Abb.75f). Es konnte nicht geklärt werden, ob die Schnallenbildung auf einer Plasmogamie kompatibler Hyphen und damit einer Dikaryotisierung des Mycels beruhte.

Hymenium

Das Hymenium nimmt, wie bei den meisten untersuchten Dacrymyces-Arten nur die substratabgewandte Seite der Fruchtkörper ein. Es setzt sich aus Basidien und Dikaryophysen zusammen (Abb.75b,c). Die Basidien besitzen, die Sterigmen ausgenommen, eine leicht verdickte Zellwand. Die subhymenialen Hyphen sind ebenfalls mit einer leicht verdickten Zellwand versehen. Bei D.enatus treten die Dikaryophysen erst im Laufe der Hymeniumsentwicklung auf. Sie sind unterschiedlich geformt, die Zellwand ist schwach ver-

dickt. Die unterschiedlich langen, meist apikalen Auswüchse sind unseptiert und unregelmäßig verzweigt (Abb.75b,c).

Sterile Oberfläche

Die dickwandigen Hyphen der sterilen Oberfläche erheben sich aus einer gelatinösen Substanz (Abb.75e). Die Endzellen sind meist apikal etwas aufgeblasen. Die Zellwände sind teilweise irregulär verdickt. Auswüchse durchbrechen die verdickte Zellwand und sind dann dünnwandig oder sie werden weiterhin von ihr umgeben.

Fruchtkörper-Inneres

Die Hyphen besitzen einen unterschiedlichen Durchmesser. Sie sind stellenweise stark aufgeblasen und ohne regelmäßige Form (Abb.75d). Die Zellwand ist verschleimt und liegt nur noch stellenweise den Hyphen schollenartig auf. Die gelatinöse Substanz, in die die Hyphen eingebettet sind, erscheint in einem kleinen Bereich um die Hyphen besonders dicht. Der Übergang zu den Hyphenstrukturen des äußeren Fruchtkörperbereiches erfolgt allmählich.

Fruchtkörperentwicklung

Die Fruchtkörperentwicklung konnte nicht verfolgt werden, da das verfügbare Material bereits voll ausgereift war.

Substrat

KENNEDY (1958b) gibt als Substrat Angio- und Gymnospermenholz an. McNABB (1973) führt an, daß Funde auf Nadelholz seltener sind als die auf Laubholz. Nach REID (1974) ist die Art auf Laubholz beschränkt. Das Substrat des eigenen Fundes war ein stark zersetzter Buchenstamm. Aufgrund der unterschiedlichen Aussagen

der genannten Autoren ist eine endgültige Bemerkung über das Substrat von D.enatus nicht möglich.

Verbreitung

Die Art scheint weltweit verbreitet zu sein. In Europa wurde sie bisher in Finnland, Frankreich und Großbritannien gefunden (vgl. McNABB, 1973; REID, 1974). Die für diese Untersuchung benutzte Aufsammlung ist der erste Nachweis für Deutschland.

Abb. 74: Schematischer Längsschnitt durch einen Fruchtkörper mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces enatus)

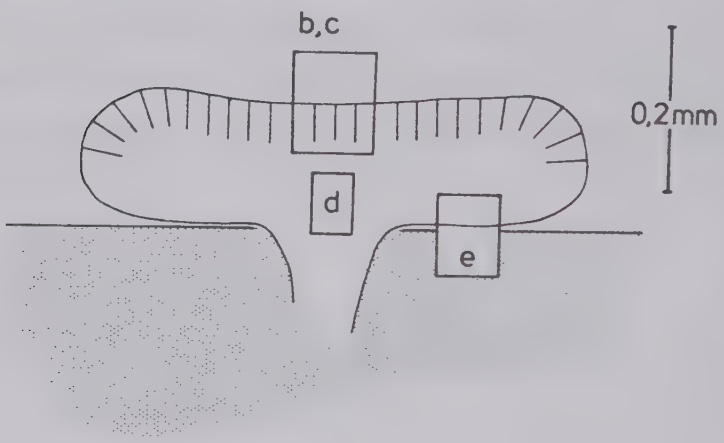


Abb. 75 a Sporen (a-d: GG 667)

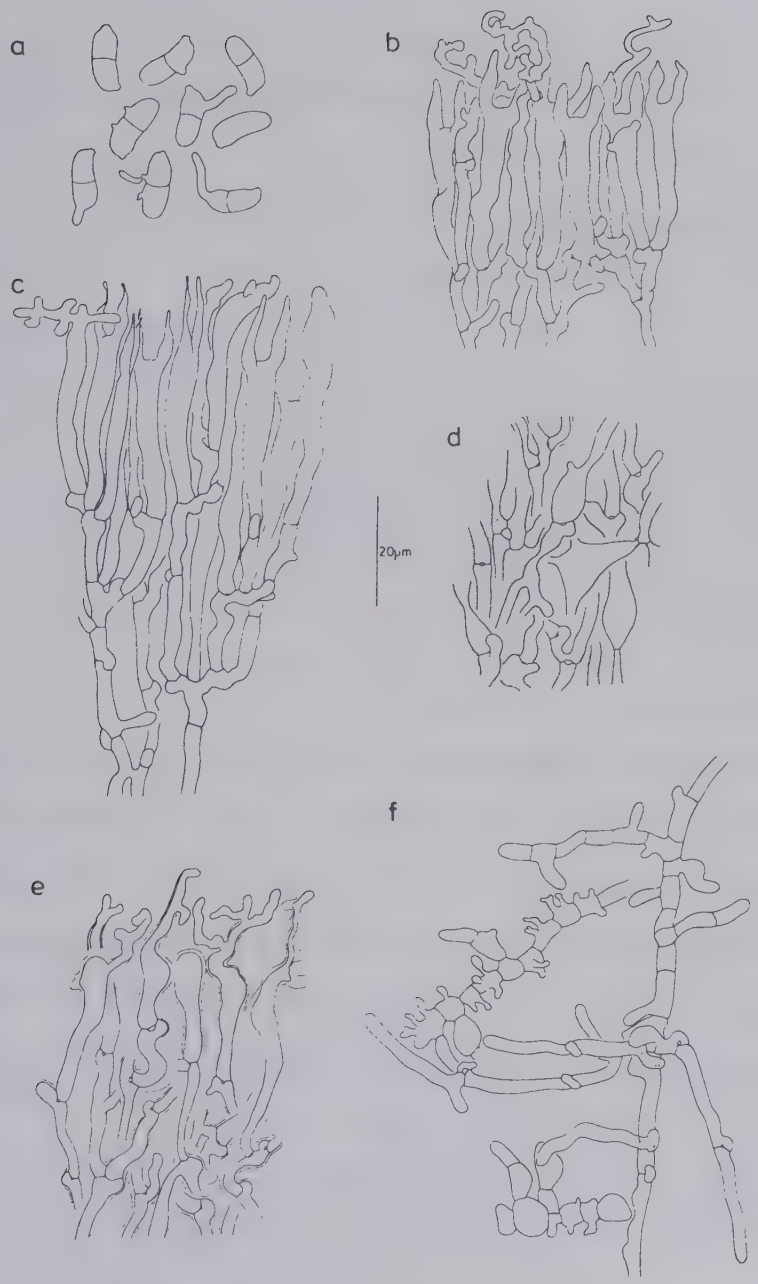
b Hymenium eines gut entwickelten Fruchtkörpers

c Hymenium

d Fruchtkörper-Inneres

e Sterile Oberfläche

d Kultur


a
b
c
d
20µm
e
f

4.10 Dacrymyces confluens P.Karsten

Meddn.Soc.Fauna Fl.fenn.14:83,1887.

Fruchtkörper: gesellig, einzeln stehend oder in Gruppen, meist in großen Beständen vorkommend; Ø 0,4-1 mm mit "Randhaaren"; Form pustelig, im Alter abflachend, Oberfläche glatt; wurzelnde Basis; Farbe im feuchten Zustand ocker bis hellbraun, teilweise mit weißem, strahligem Rand; trocken dunkelbraun, zum Teil mit weißem "Haar"-Rand; Konsistenz fest gelatinös.

Sporen: länglich-oval, leicht gekrümmt; mit bis zu drei Septen; 13-15 x 4-5 µm; Wand teilweise schwach verdickt; kaum gefärbt; Keimung mit Mikrokonidien oder Keimschläuchen.

Septen der Hyphen mit Schnallen

Hymenium: fast die gesamte Oberfläche einnehmend; mit Basidien und Dikaryophysen; Basidien mit leicht verdickter Zellwand, 20-35 x 3-6 µm; Dikaryophysen erst im älteren Hymenium erscheinend, spärlich, mit leicht verdickter Zellwand, wenigzellig (1-2), apikal teilweise unregelmäßig auswachsend, die Länge der Basidien erreichend (ohne Fortsätze), Ø 3-4,5 µm.

Sterile Oberfläche: mit auffälligen "Haar"-bildungen;"Haare" oft aus den Fruchtkörpern herausstehend (Länge 0,05-0,15 mm); gebildet von dickwandigen, wenig verzweigten Hyphen, Ø 4 µm.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen dünn- oder dickwandig, in Schleim eingebettet, unregelmäßig geformt Ø 2,5-6 µm.

Substrat: Nadelholz, besonders Kiefer.

Verbreitung:bisher nur Europa.

Taxonomie

Dacrymyces confluens wurde nach der Erstbeschreibung durch KARSTEN (1887) erstmals wieder von DONK (1966) und McNABB (1973) aufgegriffen. Trotz auffälliger morphologischer und habitueller Merkmale ist die Art in keiner der zahlreichen Sammlungslisten aufgeführt.

Fruchtkörper, makroskopisch

Auffälligstes Merkmal von D.confluens sind weißliche "Randhaare" (Abb.76). In jungen Fruchtkörpern können diese eine beträchtliche Länge herausragen (Abb.76b,c). Mit zunehmender Vergrößerung der Fruchtkörper können die "Haare" verdeckt werden und sind dann nur noch mikroskopisch nachweisbar. Die Fruchtkörper heben sich in ihrer Farbe kaum von der des Substrates ab (Abb.76d) und sind auch aufgrund ihrer Kleinheit nur schwer zu finden.

Sporen

In der Septierung der Sporen durch drei Quersepten unterscheidet sich D.confluens von allen anderen schnallenbesitzenden Dacrymyces-Arten. Während die Sporen der Gruppe D.enatus -D.tortus- D. macnabbii ein- oder zweizellig sind, zeigen die von D.ovisporus mauerförmig angeordnete Septen. Die von McNABB (1973) angegebenen Größenwerte stimmen nicht ganz mit denen der Sporen der Abb.78a überein. Die verschiedenen Keimungstypen konnten bei dem untersuchten Material nicht beobachtet werden.

Hymenium

Das Hymenium nimmt fast den ganzen Teil des dem Substrat abgewandten Fruchtkörperbereiches ein. Es geht allmählich in die

Abb. 76: Fruchtkörperformen von Dacrymyces confluens (GG 632)

a,c. Maßstab 0,5 mm

d. Maßstab 1 mm

b
c
d

"Haar"-bildungen der sterilen Oberfläche über (Abb.79g). Subhymeniale Hyphen, Probasidien und Basidien besitzen eine nicht gleichmäßig verdickte Zellwand (Abb.78b,c; Abb.79g,h). Da die Sterigmen an der Probasidie subapikal angelegt werden, ist oft der Bereich zwischen den Sterigmen mit einer dickeren Zellwand versehen (Abb.78b). Die Dikaryophysen werden nicht, wie z.B. bei D.estonicus, gleichzeitig mit den ersten Basidien angelegt, sondern entwickeln sich erst in einem späteren Stadium, in dem ein Teil der Basidien bereits kollabiert ist. In der Abb.78c ist deutlich zu sehen, daß die apikal unregelmäßig verzweigte Dikaryophyse als Abschluß des Hyphenwachstums angelegt wurde. Die Dikaryophysen bei D.confluens sind als Strukturen des Endstadiums der Hymeniumsentwicklung zu sehen.
Im Übergangsbereich von Hymenium und steriler Oberfläche werden Basidien gebildet und durch den weiterwachsenden Teil der Hyphen "Haare" ausdifferenziert (Abb.79g). (Der Begriff "Haar" soll in diesem Zusammenhang allein als Beschreibung des äußeren Erscheinungsbildes bestimmter Strukturen benutzt werden.)

Sterile Oberfläche

Das weiße Erscheinungsbild der "Haare" der sterilen Oberfläche beruht auf ihrer Dickwandigkeit und ihrem hyalinen Inhalt.
Die Endzellen oder nur deren apikale Teile besitzen eine dünne Zellwand (Abb.79g,h). Die "Haare" können bei jungen Individuen (Ø ohne Haare 0,2 mm) eine Länge von 0,15 mm erreichen (Abb.76b, c). Durch das Weiterwachsen der Fruchtkörper ragen die "Haare" im reifen Zustand nur noch wenig oder überhaupt nicht mehr heraus.

Fruchtkörper-Inneres

Die Hyphen im Inneren der Fruchtkörper sind in eine gelatinöse Substanz eingebettet (Abb.78d). Ihr Durchmesser ist unregelmäßig. Die Zellwand ist teilweise verdickt.

Fruchtkörper-Entwicklung

Die Fruchtkörperentwicklung konnte nicht untersucht werde, da alle verfügbaren Fruchtkörper ausdifferenziert waren.

Substrat

D.confluens scheint auf Nadelholz als Substrat beschränkt zu sein. Kiefer wird bevorzugt. Bevor eine endgültige Aussage gemacht werden kann, sind weitere Funde notwendig.

Verbreitung

Die Art ist bisher nur aus Finnland bekannt (vgl. McNABB, 1973). Die beschriebenen Funde stellen die ersten für Deutschland dar.

Abb. 77: Schematische Längsschnitte durch Fruchtkörper unterschiedlicher Entwicklungsstadien mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces confluens)

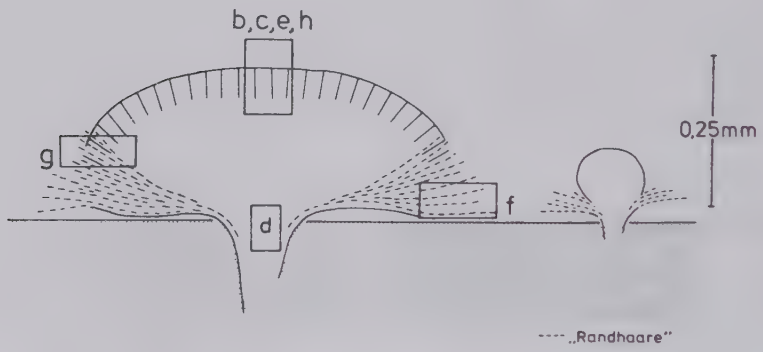


Abb. 78 a Sporen zweier Aufsammlungen (re GG 632, li GG 645)

b Gut entwickeltes Hymenium (GG 630)

c Älteres Hymenium (GG 630)

d Fruchtkörper-Basis (GG 630)

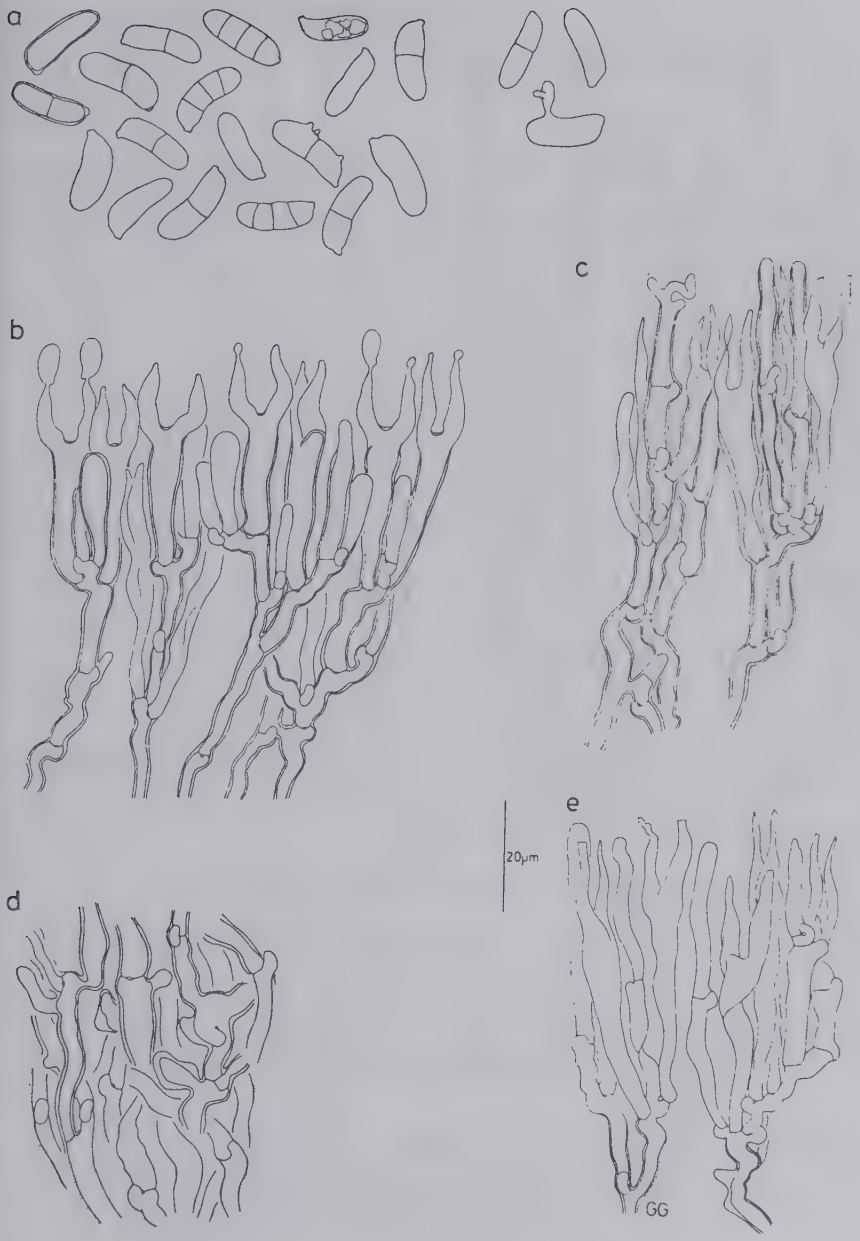
e Hymenium (GG 632)

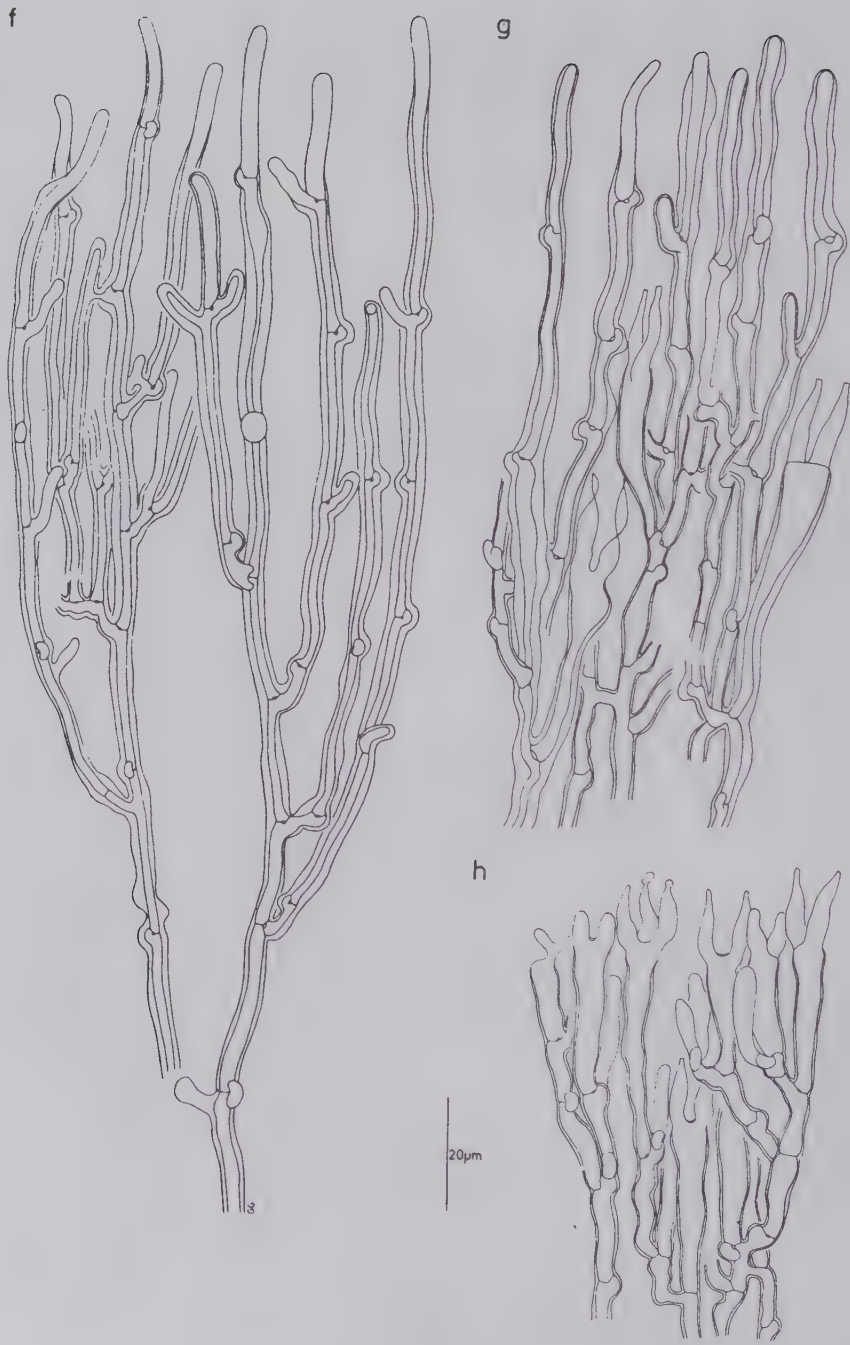
Abb. 79 f Sterile Oberfläche ("Haare"), (GG 464)

g Übergangsbereich von Hymenium und steriler Oberfläche (GG 630)

h Hymenium (GG 630)

Abb. 78




f
g
h
20µm

4.11 Dacrymyces ovisporus Brefeld

Unters.Gesammtgeb.Mykol.7:158,1888.

Fruchtkörper: einzeln, zu wenigen oder gesellig, dann mehr oder weniger dicht beisammenstehend und seitlich miteinander verwoben; einzeln stehende Fruchtkörper bis 4mm breit, bis 2mm hoch, pustelig, Oberfläche glatt; Farbe im feuchten Zustand gelb-orange, trocken dunkelrot bis braun; gesellige Fruchtkörper unter 1mm groß, pustelig bis kissenförmig oder die Mitte eingesenkt, Oberfläche glatt; Farbe im feuchten Zustand gelb-grün, trocken verschwindend; Konsistenz fest-gelatinös.

Sporen: breit-oval bis rundlich, mauerförmig septiert; Größe sehr unterschiedlich, 10-12 x 9-11µm oder 14-19(-23) x 9-14µm; gefärbt; Keimung durch Mikrokonidien oder mit Keimschläuchen.

Septen der Hyphen mit Schnallen, nicht selten auch Schnallenbögen.

Hymenium: die Oberseite der Fruchtkörper einnehmend; zusammengesetzt aus Basidien und Dikaryophysen; unterschiedlich intensiv gefärbt; Basidien mit einem Sterigma oder zwei Sterigmen, 65-85 x 5-7µm (basal), 6-8 µm (apikal) oder 80-100 x 3-5 µm (basal), 6-8µm (apikal); Dikaryophysen mit unterschiedlicher Form; einfach, unverzweigt, mit verdickter Zellwand, Ø 4µm, die Länge der Basidien erreichend oder wenigzellig, Ø 3-5µm, mit irregulären Auswüchsen (Ø bis 2µm) unterschiedlicher Länge, stark verzweigt.

Sterile Oberfläche: wenn vorhanden, aus einfachen Hyphen mit dicker, geschichteter Zellwand aufgebaut oder aus einfachen

Hyphen mit leicht verdickter bzw verschleimter Zellwand , mit apikalen Auswüchsen.

Fruchtkörper-Inneres: Hyphen immer stark verschleimt; Durchmesser unterschiedlich, 1-4µm.

Substrat: Nadelholz

Verbreitung: weltweit, aber sehr selten.

Fruchtkörper, makroskopisch

Wie bereits aus den Kurzbeschreibungen ersichtlich ist, weist D.ovisporus sowohl im makroskopischen als auch im mikroskopischen Bereich eine große Formenvielfalt auf. Dies wird auch im Vergleich der Literaturzitate deutlich. BREFELD (1888) beschreibt die Fruchtkörper der neuen Art nicht, bemerkt jedoch, daß er beim Vergleich mit denen von Dacrymyces longisporus Bref. keine nennenswerte Unterschiede feststellen konnte. Diese Art "kommt gesellig vor in kleinen Fruchtkörpern, die kaum die Größe eines kleinen Nadelkopfes erreichen". Er "traf ... förmliche Heerden dieser kleinen schwach gelben Fruchtkörper an. Sie glichen gelben Pünktchen auf dem Holze, hatten eine gewölbte Form und waren ohne alle Falten" (S.158). Eine entsprechende Beschreibung findet sich bei NEUHOFF (1936), und sie trifft auch auf die Aufsammlungen GG594b und GG636 zu (Abb.80a-c). KENNEDY (1958b) beschreibt die Fruchtkörper von D.ovisporus als pustelig, gewunden, blaß orange und 2-5 mm groß. Die Angaben von RAITVIIR (1967), McNABB (1973) und REID (1974) unterscheiden sich in diesen Merkmalen nicht, ebensowenig die Funde GG104 und GG322. In den Ausführungen von LAURILA (1939) und BANDONI (1963) werden keine Angaben zu makroskopischen Merkmalen der Fruchtkörper gemacht.

Sporen

Durch die mauerförmig septierten Sporen ist D.ovisporus sehr gut von allen anderen Dacrymyces-Arten zu unterscheiden. Das Einziehen der Septen, das nach BREFELD (1888) langsamer als bei anderen Arten erfolgt, läuft immer in der gleichen Reihenfolge ab. Sie ist bei BREFELD (1888, Tafel X, Fig.21) zeichnerisch

Abb. 80: Fruchtkörperformen von Dacrymyces ovisporus

a. GG 654; Maßstab 1mm

b. GG 654; Maßstab 0,5 mm

c. GG 636; Maßstab 0,5 mm

a
b

dargestellt und von BANDONI (1963) beschrieben worden. Auch aus den Abb.82a,84f,85i,86m läßt sich rekonstruieren, wie die Septen nacheinander gebildet werden. Es wird immer zuerst ein fast medianes Querseptum eingezogen, Die beiden Sporenhälften werden dann durch zwei Längssepten geteilt. Bei der Anlage weiterer Längs- und Quersepten scheint sich die Lage der zuerst angelegten Septen verschieben zu können. Ein optischer Schnitt durch die Sporen zeigt, daß die Septen im Inneren nicht immer gerade verlaufen und so auf der gegenüber liegenden Sporenseite ein anderes Bild ergeben können.

Die Form der Sporen ist einheitlich breit-oval. Die Größe schwankt sehr. Selbst bei einem Fruchtkörper sind unterschiedlich große Sporen zu finden, die zwei Gruppen zugeordnet werden können (Abb.86m,n). Innerhalb einer Gruppe schwanken die Längen- und Breitenwerte um 2-3 µm, zur anderen Gruppen um 7-9 µm. Dieses Phänomen ist nicht durch die Vergrößerung der Sporen bei der Septenbildung zu erklären, da bereits septierte Sporen der Gruppe mit kleinen Sporen angehören, während unseptierte Sporen die größeren Werte erreichen. Die Keimung erfolgt sehr langsam, was von BREFELD (1888) durch das langwierige Einziehen der Septen erklärt wird, auf das hin erst die Konidienbildung einsetzt. Die Keimung kann auch durch Keimschläuche erfolgen (BANDONI, 1963).

Gleichartig mauerförmig septierte Sporen sind nur noch von Platygloea unispora Olive bekannt (OLIVE 1944, 1947). Bei Dacrymyces dictyospora Martin, Dacrymyces chrysocomus (Bull.ex Fr.)Tul. (BANDONI, 1963; McNABB, 1873) und Dacrymyces estonicus (Abb.43b) werden zu den primär angelegten Quersepten unterschiedlich häufig

zusätzliche Längssepten eingezogen, so daß ebenfalls mauerförmig septierte Sporen resultieren. BANDONI (1963) sieht in den Sporen der tropisch verbreiteten Art D.dictyosporus eine intermediäre Form, vermittelnd zwischen den rundlich-ovalen, mauerförmig septierten Sporen von D.ovisporus und den langgestreckt-ovalen, querseptierten Sporen anderer Dacrymyces-Arten. Es sollte dabei jedoch bedacht werden, daß das Erscheinungsbild mauerförmig septierter Sporen bei D.ovisporus und den anderen genannten Arten unterschiedlich entsteht. Um die Frage nach dem Bindeglied zu klären, ist ein Vergleich weiterer morphologischer Merkmale notwendig.

Hymenium

Während zwischen den Sporen der verschiedenen Fruchtkörpertypen keine signifikanten Unterschiede vorliegen, sind die des Hymeniums ganz offensichtlich.

Bei den Fruchtkörpern der Aufsammlung GG322 entspringen aus subhymenialen Hyphen typische Dacrymyceten-Basidien und Dikaryophysen (Abb.82b-d). Die Basidien besitzen in seltenen Fällen eine unregelmäßig verdickte Zellwand (Abb.82b) und sind wie die Dikaryophysen stark gelb gefärbt. Sie sind von der Basis bis zur Spitze fast gleichmäßig dick. Die Dikaryophysen sind einfach und unverzweigt, mehrzellig (2-4), mit leicht verdickter Zellwand. Die Klärung, ob es sich um steril bleibende Elemente, also Dikaryophysen, handelt, steht noch aus, da keine gealterten Fruchtkörper untersucht werden konnten. Von ihrem äußeren Erscheinungsbild her wäre ein Weiterwachsen zu Probasidien durchaus möglich.

Das Hymenium der Fruchtkörper der Aufsammlung GG104 ist ähnlich aufgebaut (Abb.84g,h). Es lassen sich eindeutig sterile Elemente zwischen den Basidien finden. Die Dikaryophysen entspringen etwas unterhalb der Basidien und erreichen fast deren Länge. Sie sind einzellig, die Zellwand ist verdickt, besonders im apikalen Bereich (Abb.84g). Dort ist die Zellwand deutlich geschichtet. Die äußeren Lagen können aufreißen.

Sterile Oberfläche

Größere Unterschiede liegen im Bereich der sterilen Oberfläche vor. Bei GG322 sind die dickwandigen oder mit einer verschleimten Schicht umgebenen Hyphen teilweise ausgewachsen (Abb.83e). Die Auswüchse, die nicht nur apikal angelegt sind, durchbrechen die dicke Zellwand. Sie sind unterschiedlich lang und verzweigt. Die Endzellen können apikal kollabiert sein.
Im Gegensatz dazu ist die sterile Oberfläche von GG104 aus dickwandigen Hyphen zusammengesetzt (Abb.85k). Die Zellwand ist deutlich geschichtet, wobei die äußeren Lagen besonders im apikalen Teil aufreißen und verschleimen.

Fruchtkörpertyp mit einsporigen Basidien

Während die beiden besprochenen Aufsammlungen normale Dacrymyceten-Basidien besitzen, sind die Basidien von GG594b einsporig (Abb.85l,Abb.86o,p). Durch die Sporen ist die eindeutige Zuordnung zu D.ovisporus möglich. Basidien mit einem Sterigma sind u.a. auch von Platygloea unispora Olive bekannt (OLIVE, 1944,1947). OBERWINKLER (unveröffentlicht) beschrieb Fruchtkörper von D. ovisporus, in denen sowohl ein- als auch zweisporige Basidien auftraten. Nach einer Untersuchung des Typusmaterials kam er zu

dem Schluß, daß es sich bei Platygloea unispora um Dacrymyces ovisporus mit einer ungewöhnlich hohen Zahl einsporiger Basidien handelt. Auch die Basidien von GG594b besitzen alle nur ein Sterigma. In den anderen Aufsammlungen wurden nur die typischen Basidien mit zwei Sterigmen gefunden. Fruchtkörper, in denen beide Basidienformen auftraten, konnten nicht untersucht werden.

Es handelt sich bei der einsporigen Basidie nicht um abnormale Anlagen, wie sie gelegentlich auch bei anderen Dacrymyces-Arten zu finden sind (Abb.22b,d). Dort treten besonders am Rand des Hymeniums Basidien mit drei oder vier Sterigmen auf. Es muß vielmehr davon ausgegangen werden, daß es bei D.ovisporus prinzipiell die Möglichkeit zur Anlage von Basidien mit einem Sterigma oder zwei Sterigmen gibt.

OBERWINKLER (1982) vergleicht die einsporigen Basidien von D. ovisporus, Platygloea unispora und Vertretern der Tremellales und Tulasnellales mit der Basidie von Itersonilia perplexans. Bei D.ovisporus und Platygloea unispora fehlt die für Itersonilia perplexans charakteristische Anschwellung der Probasidien. Möglicherweise kann das Merkmal der Basidie mit einem Sterigma mit zur Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen beitragen.

Die Sporen der beschriebenen Form lassen sich in zwei Gruppen einteilen. Kleinere Sporen (10-12 x 9-11 µm) sind unseptiert oder besitzen ein Querseptum (Abb.86n). Die größeren Sporen (16-19 x 12,5-14 µm) zeigen alle Stadien von unseptiert bis mauerförmig septiert (Abb.86m). Es liegen also die gleichen Verhältnisse vor wie bei Fruchtkörpern mit zweisporigen Basidien (S.224).

Die Basidien sind teilweise septiert (Abb.85l, Abb.86p). Die

Bedeutung solcher Septen zur Verhinderung der Plasmarückflusses wurde bei anderen Arten bereits erwähnt (z.B. D.variisporus). Zwischen den Basidien entwickeln sich die Dikaryophysen in großer Anzahl (Abb.86o). Sie entspringen unterhalb der Basidien oder an subhymenialen Hyphen. Die Septen der Dikaryophysen besitzen keine Schnallen. Aus meist etwas dickeren Zellen wachsen unterschiedlich lange Fortsätze aus. Diese können mehrzellig sein, wobei die Septen ebenfalls keine Schnallen aufzeigen. Durch zahlreich Anastomosen entsteht ein dichtes Gewirr dieser Fortsätze in Höhe der Sterigmen. Eine sterile Oberfläche war bei keinem der untersuchten Fruchtkörper ausgebildet. Die gesamte Oberfläche wurde vom Hymenium eingenommen. Die Hyphen divergierten von der wurzelnden Basis derart nach außen, daß keine Hyphenendigungen dem Substrat zugewandt waren.

Die morphologische Vielfalt ist zum Teil auch aus der Literatur zu ersehen. Während BREFELD (1888) und NEUHOFF (1936) keine Angaben über das Hymenium machen, werden von LAURILA (1939) zwischen den Basidien einfache, sterile Hyphen mit einem Durchmesser von 1-3 µm gesehen. Auch bei BANDONI (1963) sind die Dikaryophysen derart dargestellt, wobei die Zellwand verdickt gezeichnet ist. KENNEDY (1958b) erwähnt als Erste die verzweigten Apices. McNABB(1973), der neben einem weiteren Exsikkat die gleiche Aufsammlung wie KENNEDY untersuchte, fügt zusätzlich nur noch die verdickte Zellwand an. Die ausführlichste Beschreibung verzweigter Dikaryophysen ist bei REID (1974) zu finden. OLIVE (1944) erwähnt bei seinem ersten Fund von Platygloea unispora, daß reine

Paraphysen fehlen würden. Die Basidien würden teilweise zu irregulären, verzweigten Strukturen auswachsen. Beim zweiten Fund von P.unispora kommen Dikaryophysen zerstreut zwischen den Basidien vor (OLIVE, 1947).

Fruchtkörper-Inneres

Übereinstimmend bei allen Autoren und bei den oben angeführten Aufsammlungen ist die innere Struktur der Fruchtkörper. Die Hyphen sind mit Schnallen versehen, dünnwandig, stark verschleimt und hyalin bis leicht gefärbt. Der Durchmesser schwankt von 1-4 µm. Auffallend ist das häufige Vorkommen von Schnallenbögen, vor allem im Subhymenium (Abb.84h, Abb.86o).

Durch die mauerförmig septierten Sporen ist D.ovisporus gut zu charakterisieren. Andere morphologische Merkmale wurden bei den Beschreibungen der Art nur unzureichend berücksichtigt. Die Differenzen, die sich bei einem Vergleich der Literaturzitate ergeben, wurden bisher nicht diskutiert. Aufgrund der großen Unterschiede in der Fruchtkörpermorphologie ist zu vermuten, daß es sich bei D.ovisporus nicht um eine Art, sondern um einen Artenkomplex handelt. Das sehr seltene Vorkommen in meist auch noch kleinen Beständen erschwert die Bearbeitung der Gruppe.So ist es kaum möglich, die Variationsbreite einzelner Merkmale zu untersuchen. Auch die Fruchtkörperontogenie könnte weitere Hinweise zur Auftrennung des Komplexes liefern. Da die wenigen Fruchtkörper einer Aufsammlung immer etwa den gleichen Entwicklungsstand aufweisen, ist das Studium der Ontogenie bisher noch

nicht möglich gewesen. Bevor endgültige Aussagen über die Systematik von D.ovisporus gemacht werden können, ist die Untersuchung weiterer Funde notwendig. Dabei gilt es auch zu klären, ob die Fruchtkörper mit ausschließlich einsporigen Basidien nur Sonderformen darstellen oder ob sie einem eigenen taxonomischen Rang zugeordnet werden müssen.

Abb. 81: Schematische Längsschnitte durch die verschiedenen Fruchtkörpertypen mit Lage der Detailzeichnungen (Dacrymyces ovisporus)

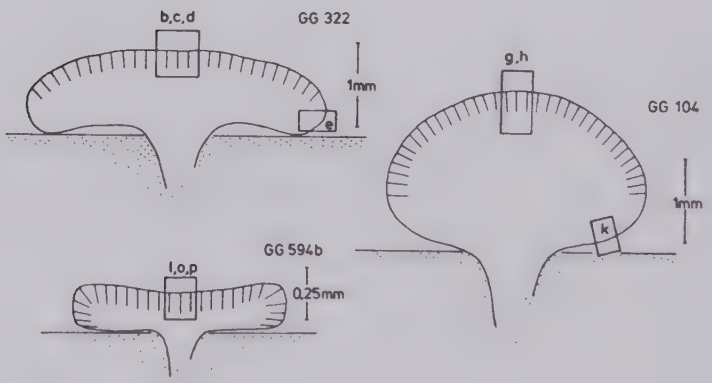
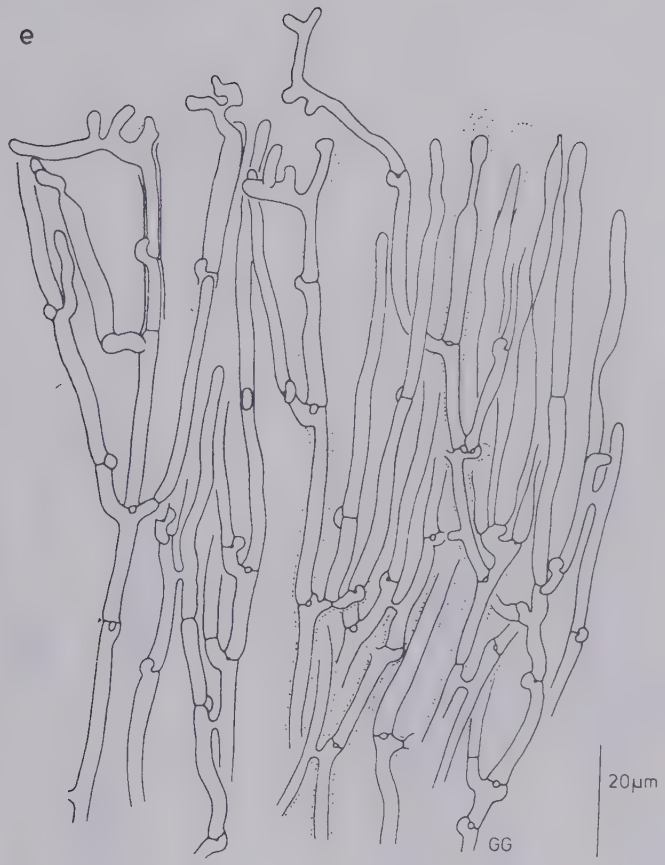


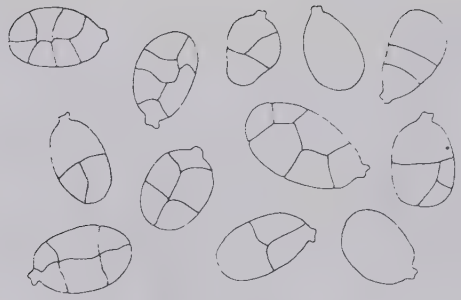
Abb. 82	a	GG322	Sporen
	b-d	"	Hymenium
Abb. 83	e	"	Sterile Oberfläche in Hymeniumsnähe
Abb. 84	f	GG104	Sporen
	g-h	"	Hymenium
Abb.85	k	"	Sterile Oberfläche
	i	GG636	Sporen
	l	GG594b	Hymenium mit septierter Basidie
Abb. 86	m	"	Sporen
	n	"	Sporen
	o	"	Hymenium, Basidien mit einem Sterigma
	p	"	Septierte Basidie

a
b
c
d
2 cm

Abb. 83



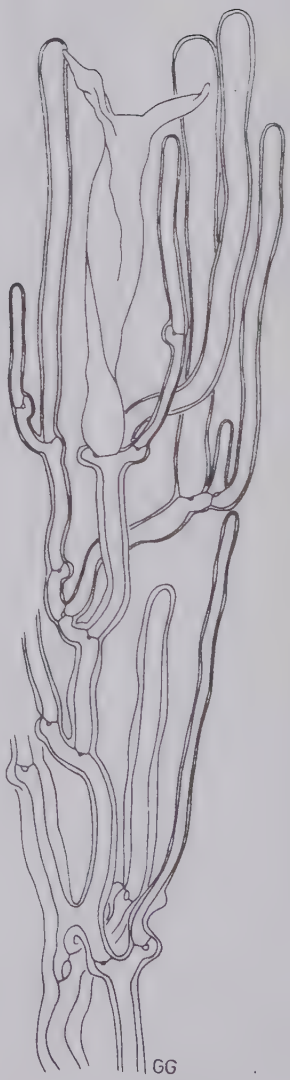
f



g

20µm

h



GG

Abb. 65

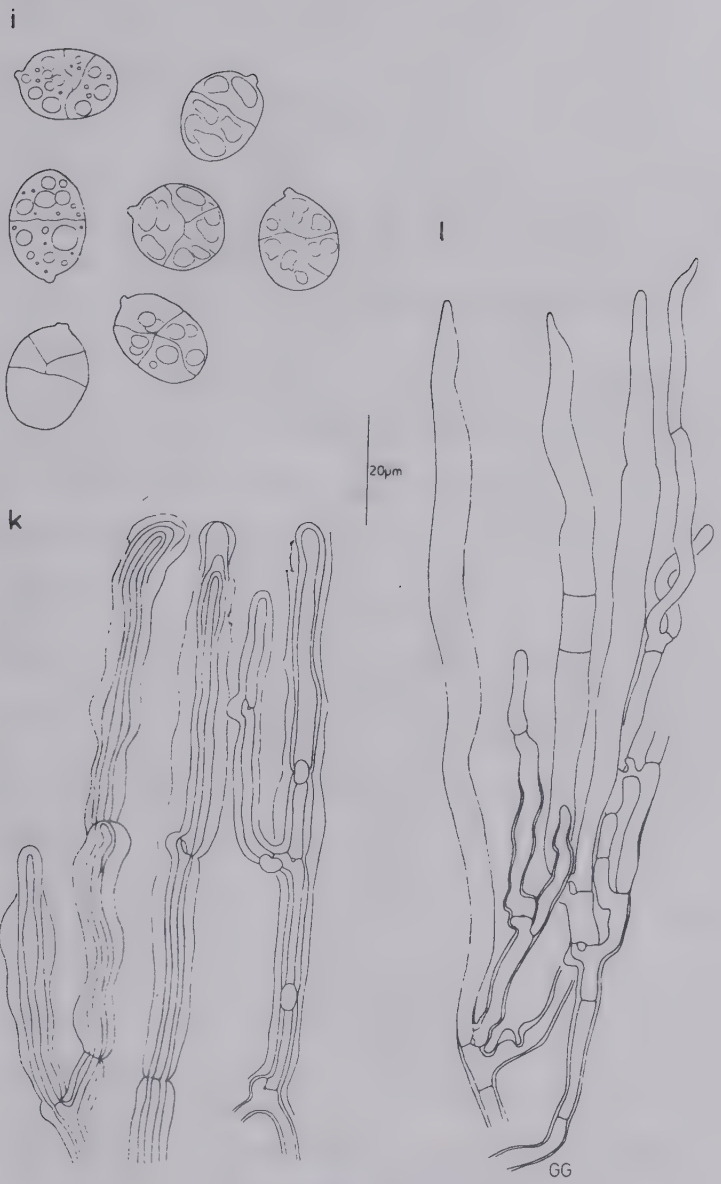
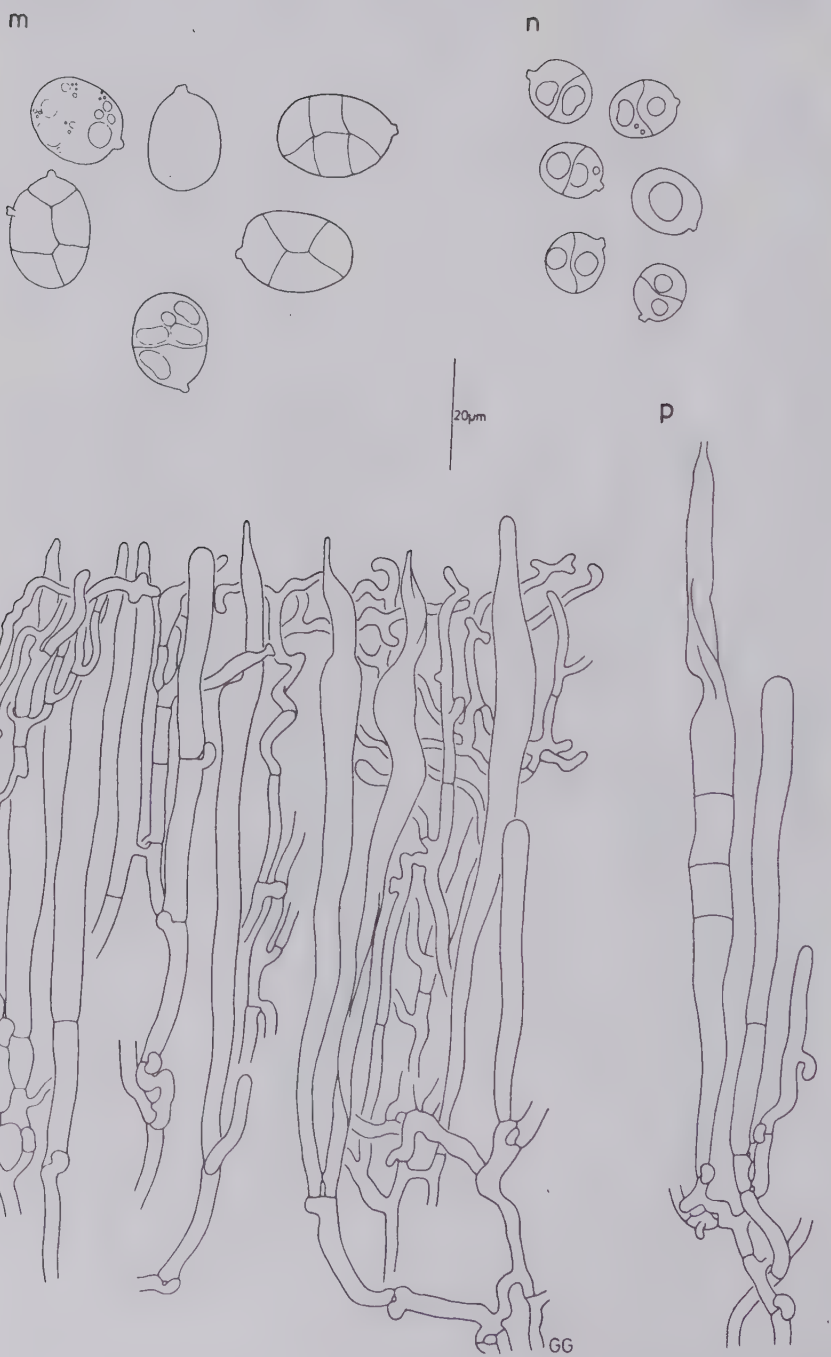


Abb. 86



5. DISKUSSION

Die Dacrymycetales stellen eine Gruppe eng verwandter Organismen dar. Die Ordnung ist durch Merkmale, wie z.B. die "Stimmgabel"-Basidie gut zu charakterisieren. Gattungsgrenzen sind nur schwer zu ziehen.

So schreibt NEUHOFF (1936, S.48): "Es gibt überhaupt bisher kein einziges Merkmal, das innerhalb der Familie zur Scheidung der Gattungen geeignet wäre; sämtliche gegenwärtig angenommenen Gattungen der Dacrymyceten sind durch Übergänge miteinander verbunden". Zur Zeit NEUHOFFs lagen nur wenige, detaillierte mikrosopische Untersuchungen von Dacrymyceten vor (z.B. TULASNE, 1853; BREFELD, 1888). Aber auch in späteren Arbeiten wurde auf eine genaue mikroskopische Analyse aller sich bietender Merkmale verzichtet (z.B. bei KOBAYASI, 1939a; KENNEDY, 1958b; McNABB, 1973). Die Gattungskonzepte begründen sich weiterhin vorwiegend auf dem Merkmal der Fruchtkörperform und der Ausdehnung des Hymeniums (vgl. McNABB und TALBOT, 1973). Nur bei gleichem Fruchtkörperbauplan wurden als weitere, trennende Kriterien Merkmale der sterilen Oberfläche und der Hyphenstruktur herangezogen. Dies führte dazu, daß einige Gattungen, wie z.B. Cerinomyces mit corticioiden Fruchtkörpern und Calocera mit clavarioidem Bauplan, gut zu charakterisieren sind, während die Grenzen zwischen Heterotextus, Guepiniopsis und Teilen der Gattung Dacrymyces fließend sind. Um zu befriedigenden Gattungskonzepten zu kommen, ist es zuerst einmal notwendig, alle Merkmale der Fruchtkörper

zu erfassen und diese artspezifisch zu untersuchen. Durch die genaue Kenntnis der Arten sollte es dann möglich sein, die Gattungen besser zu definieren. Für die Bearbeitung der einheimischen Dacrymyces-Arten wurde ein Merkmals-Katalog aus acht Punkten zusammengestellt. Die einzelnen Punkte sind für die Charakterisierung von Arten und Gattungen von unterschiedlicher Bedeutung. Ihre Verwendbarkeit als systematisches Kriterium soll im Folgenden diskutiert werden.

a. Fruchtkörperform

Die Fruchtkörperform besitzt bei der Abgrenzung von Gattungen eine große Bedeutung (vgl. McNABB und TALBOT, 1973). Nur bei gleichem Fruchtkörpertyp werden weitere morphologische Merkmale zur Auftrennung herangezogen. Heterotextus und Guepiniopsis z.B., beide mit gestielt-becherigen Fruchtkörpern, werden durch die unterschiedliche Morphologie der sterilen Oberfläche voneinander getrennt. Die Gattung Dacrymyces besitzt keinen einheitlichen Fruchtkörpertyp und enthält alle Formen, die keiner der mehr oder weniger gut definierbaren, anderen Gattungen zugeordnet werden können (KENNEDY, 1958b; McNABB, 1973). Die pusteligen Dacrymyces-Arten mit umfassenden Hymenium gehören zur Sektion Eudacrymyces (KOBAYASI, 1939a). Zur Sektion Turbinaster werden Vertreter mit kreiselförmigen Fruchtkörpern und begrenztem Hymenium gestellt. Diese Arten (in Mitteleuropa: D.estonicus, D. variisporus) sind nur schwierig von Heterotextus abgrenzbar, so daß McNABB (1973) in Erwägung zog, Heterotextus als dritte Sektion der Gattung Dacrymyces einzuführen. Die Erweiterung der Gattung kann nicht dazu beitragen, eine natürlichere Abgrenzung

zu finden.

Wie ungeeignet der Fruchtkörpertyp für eine systematische Wertung sein kann, wurde von KENNEDY (1958b) am Beispiel von D.palmatus dargelegt. Die Fruchtkörper von D.palmatus variieren von pusteligen über gestielt-kopfige bis zu gestielt-becherigen Formen. NEUHOFF (1936) trennte D.tortus allein aufgrund der Fruchtkörperform in zwei neue Arten auf. Die glatte (D.punctiformis) und die gewundene Form (D.romellii) sind durch mikroskopische Merkmale nicht zu unterscheiden. Die unterschiedliche Ausprägung der Fruchtkörper ist nicht nur auf den Entwicklungszustand zurückzuführen, wie McNABB (1973) vermutete, sondern auch durch die Populationsdichte bestimmt.

Die Beispiel D.palmatus und D.tortus sollen zeigen, daß Arten nicht immer durch einen bestimmten Fruchtkörperbauplan zu kennzeichnen sind und nur durch die Verwendung weiterer mikroskopischer Merkmale überhaupt als Arten ansprechbar sind. Die Variationsbreite des Merkmals der Fruchtkörperform auf Artbasis stellt seine Verwendbarkeit zur Definition von Gattungen in Frage. Daher kann es auch nicht allein zur Charakterisierung höherer Taxa herangezogen werden. Die Familie Cerinomycetaceae (JÜLICH,1981), die sich nur durch die corticioiden Fruchtkörper von den Dacrymycetaceae unterscheidet, ist somit nicht gerechtfertigt.

b. Sporen

Wichtige Merkmale der Sporen sind die Art der Septierung (Längs- und / oder Quersepten) und die Anzahl der Septen bei reifen Sporen. Die meisten Arten der Dacrymyceten besitzen solche mit einer unterschiedlichen Anzahl von Quersepten. Gelegentlich wer-

den zu primär angelegten Quersepten zusätzliche Längswände eingezogen (z.B. bei D.dictyosporus, D.estonicus). Mauerförmig septierte Sporen sind nur von D.ovisporus bekannt. Unseptierte Sporen sind selten..

Die Anzahl und Lage der Septen sowie die Form der Sporen ist artspezifisch. Innerhalb von Gattungen sind die Merkmale sehr unterschiedlich ausgeprägt (vgl. McNABB, 1964, 1965a-e, 1966, 1973). So sind bei Dacrymyces unseptierte Sporen oder solche mit einem, drei oder sieben Septen im reifen Zustand zu finden. Die Sporenform variiert von länglich-oval bis zu rundlich. Eng verwandte Arten, wie z.B. D.stillatus-D.minor-D.capitatus, besitzen vergleichbare Sporenmerkmale. Die Erhöhung der Anzahl der Septen innerhalb einer Verwandtschaft (z.B. D.macnabbii-D.tortus-D.enatus) kann als Merkmalsprogression interpretiert werden (OBERWINKLER, unveröffentlicht). Innerhalb einer Gattung muß daher die Septenzahl nicht gleich sein, vorausgesetzt die Sporenform ist konstant.

Die Sporengröße schwankt artspezifisch nur innerhalb bestimmter Grenzen. Zur Kennzeichnung von Arten ist sie nur bedingt geeignet, da sich die Werte eng verwandter Formen überschneiden können. Zur Charakterisierung von Gattungen kann das Merkmal der Sporengröße nicht verwendet werden.

c. Schnallen

Das Vorhandensein oder Fehlen von Schnallen wurde bisher nur zur Kennzeichnung von Arten herangezogen. Innerhalb der bestehenden Gattungen sind sowohl Arten mit als auch solche ohne Schnallen zu finden (z.B. bei Cerinomyces, Calocera, Dacrymyces).

In die Diskussion von Verwandtschaften wurde das Merkmal nicht mit einbezogen. Die Untersuchung der Dacrymyces-Arten zeigt, daß eng verwandte Arten immer die gleiche Merkmalsausprägung besitzen. So sind die Hyphen der Gruppe D.stillatus-D.minor-D. capitatus schnallenlos, während die älteren Entwicklungsstadien von D.macnabbii-D.tortus-D.enatus Schnallen aufweisen. Die Schnallenbögen von D.macnabbii und Dacryomycetopsis rosea sind ein weiterer Hinweis auf die enge Verwandtschaft der beiden Arten.
Das Fehlen bzw. Vorhandensein von Schnallen in Fruchtkörpern oder bestimmten Entwicklungsstadien sollte als zusätzliches Merkmal in die Gattungskonzepte aufgenommen werden.

d. Hymenium

Die Ausdehnung des Hymeniums ist abhängig von der Fruchtkörperform. Wie diese ist sie für eine Charakterisierung von Gattungen oder Arten nur bedingt geeignet.
Ein wesentlicher Aspekt ist die Zusammensetzung des Hymeniums aus fertilen und sterilen Elementen. Die "Stimmgabel"-Basidie ist eines der für alle Dacrymyceten charakteristischen Merkmale. Die Einheitlichkeit ihrer Form bietet nur geringe Möglichkeiten für weitere Differenzierungen. RAITVIIR (1962) beschrieb drei Basidientypen: die sich nach oben verbreiternde Basidie von D. chrysocomus (=Guepiniopsis chrysocoma; Typ I), die durchgehend schmale Basidie von Femsjonia luteo-alba (Typ II) und die von D.estonicus mit einer basalen Anschwellung (Typ III).
Basal angeschwollene Basidien sind nur bei D.estonicus und D. falcatus bekannt. Ein Vergleich weiterer morphologischer Merk-

male müßte zeigen, ob der Basidientyp III auf eine Verwandtschaft hindeutet.

Die Basidientypen I und II sind weit verbreitet. Bei gut definierbaren Arten (z.B. D.variisporus) ist die Basidienform einheitlich, bei Artengruppen (z.B. D.macnabbii-D.tortus-D.enatus) kann sie es sein. Im Gegensatz dazu gehören die Basidien von D.stillatus-D.minor-D.capitatus verschiedenen Typen an.

Das Merkmal der Basidienform scheint artspezifisch zu sein und kann möglicherweise mit zur Aufspaltung von Artkonglomeraten beitragen. Eine Kennzeichnung verwandtschaftlicher Gruppen ist nur bedingt möglich.

Inwieweit aufgrund dickwandiger Basidien auf Verwandtschaften geschlossen werden kann, ist noch unklar, da das Merkmal sehr selten ausgeprägt ist.

Das Vorkommen von Basidien mit einem Sterigma ist bisher nur von D.ovisporus bekannt. Das Merkmal ist gut geeignet, um Verwandtschaften mit anderen Vertretern der Heterobasidiomyceten mit einsporigen Basidien zu diskutieren (OBERWINKLER, 1982). Für die Systematik der D.ovisporus-Gruppe ist es sicherlich von großer Bedeutung, doch ist die Anzahl der Funde zu gering, um abschließende Aussagen machen zu können.

Das Vorhandensein oder Fehlen von Dikaryophysen wurde bisher nur bei der Besprechung von Arten aufgeführt (siehe z.B. McNABB, 1973 und REID, 1974) oder überhaupt nicht erwähnt (z.B. NEUHOFF, 1936). Die Verteilung des Merkmals innerhalb der Gattung Dacrymyces zeigt, daß es bei eng verwandten Arten immer gleichartig ausgeprägt ist. In Zukunft sollte das Fehlen bzw. Vorhandensein von Dikaryophysen in Gattungskonzepte mit einbezogen werden.

Der Nachweis von Dikaryophysen muß in gealterten Fruchtkörpern geführt werden, da sonst eine Verwechslung mit noch nicht differenzierten Hymeniumsteilen möglich ist. Vor allem unverzweigt, einfache Dikaryophysen sind kaum von jungen Probasidien zu unterscheiden. In der Literatur sind oft Dikaryophysen bei Arten beschrieben, deren alte Hymenien nur aus Basidien bestehen. So erwähnen McNABB (1973) und REID (1974) das Vorkommen einfacher, steriler Elemente bei D.stillatus, D.minor und D.capitatus. Bei diesen Arten konnte das Fehlen von Dikaryophysen nachgewiesen werden (vgl.Kap.4). Das Auftreten unverzweigter, steriler Hyphen kann daher nicht ohne Nachprüfung aus der Literatur übernommen werden.

Aufgrund des unterschiedlichen Zeitpunktes ihrer Bildung sind zwei Typen von Dikaryophysen zu unterscheiden. Diejenigen des ersten Types werden gleichzeitig mit den ersten Basidien angelegt und entspringen meistens an subhymenialen Hyphen, an denen keine Basidien gebildet werden. Diese Bildungsart ist bisher nur von D.estonicus bekannt. Bei D.macnabbii, D.tortus und D.enatus sind die ersten Dikaryophysen im gut entwickelten Hymenium zu finden. Ihre Zahl nimmt im Laufe der Fruchtkörperentwicklung zu, da sie meistens als Abschluß des Hyphenwachstums ausdifferenziert werden.

In engen Verwandtschaften sollten die Dikaryophysen dem gleichen Typ angehören. Das Beispiel des D.ovisporus-Komplexes zeigt, daß innerhalb der durch Sporenmerkmale gut charakterisierten Gruppe unterschiedlich differenzierte sterile Elemente im Hymenium auftreten können. Dies kann ein Hinweis dafür sein, daß Merkmale wie Wandstärke, Auswüchse und deren Verzweigungen zwar artspezi-

fisch sind, bei der Kennzeichnung von Gattungen aber keine große Bedeutung besitzen.

e. Sterile Oberfläche

Merkmale der sterilen Oberfläche wurden immer dann herangezogen, wenn die Fruchtkörperform zur Abgrenzung von Gattungen nicht ausreichte (Bsp. Guepiniopsis-Heterotextus-Dacrymyces Sekt.Turbinaster, s.o.). Eine derartige Beschränkung auf Grenzfälle ist nicht zulässig, da die Differenzierung steriler Bereiche der Fruchtkörper wichtige Hinweise auf Verwandtschaften liefern kann.

Die Morphologie der sterilen Oberfläche wurde zwar von bisherigen Autoren mehr oder weniger mangelhaft beschrieben, doch wurden sie nicht in ihrer Abhängigkeit von der Lage im Fruchtkörper und damit dem Alter der Struktur untersucht. Hymeniumsnahe Bereiche werden später ausdifferenziert als äußere Teile der Basis und zeigen so die jugendlichen Formen auf. Wie unterschiedlich die verschiedenen sterilen Bereiche ausgebildet werden, kann am Beispiel von D.estonicus und D.variisporus belegt werden (vgl.Kap.4). KENNEDY (1958b) stellte bei ihren Untersuchungen von D.palmatus Unterschiede in der Morphologie der sterilen Oberfläche fest, deutete dies jedoch nicht als altersabhängig, sondern versuchte sie in Relation mit dem Substrat zu bringen. Dies blieb ohne großen Erfolg.

Die Ausprägung der sterilen Oberfläche ist artspezifisch. Nah verwandte Arten sind durch eine gleichförmige Morphologie gekennzeichnet (z.B. die Arten des D.stillatus-Komplexes). Inwieweit die Anzahl der differenzierten Zellen pro Hyphe als

gattungsspezifisches Merkmal angesehen werden kann, wie dies bei Heterotextus und Guepiniopsis der Fall ist, kann aus der Untersuchung der Dacrymyces-Arten nicht abgeleitet werden. Sicher ist, daß eine Reihe von Zwischenformen die derzeitigen Gattungen verbinden. Die Morphologie der Endzelle oder der terminalen Zellen kann nur im Zusammenhang mit anderen Merkmalen zur Kennzeichnung von Verwandtschaften herangezogen werden.
Genaue Aufschlüsse über die Bedeutung der Merkmale der sterilen Oberfläche sind erst dann zu erwarten, wenn exakte Untersuchungen von möglichst vielen Arten vorliegen.

f. Hyphen des Fruchtkörper-Inneren

Die Hyphen im Fruchtkörper-Inneren sind immer verschleimt und im Endzustand der Entwicklung dünnwandig. Das Merkmal ist einheitlich ausgeprägt und für die gelatinösen Fruchtkörper der Dacrymyceten verantwortlich. Die unterschiedliche Konsistenz der Arten beruht auf dem verschieden ausgeprägten Grad der Verschleimung der Zellwände.
Dickwandige Hyphen kommen bei Dacrymyces-Arten gelegentlich an der "Stiel"-Basis vor (z.B. bei D.capitatus), doch sind die Zellwände nicht so extrem verdickt, daß von einem heterogenen Hyphensystem gesprochen werden könnte. Mit Ausnahme von Ditiola und Femsjonia (REID, 1974) sind alle Dacrymyceten durch eine homogene Hyphenstruktur gekennzeichnet. Bei Femsjonia wurden die extrem dickwandigen Hyphen der Fruchtkörper-Basis erst von REID (1974) nachgewiesen, und möglicherweise sind von Untersuchungen weiterer Gattungen diesbezüglich andere Ergebnisse als die bisher bekannten zu erwarten.

Die Untersuchung der Dacrymyces-Arten zeigte, daß die Ausprägung der wurzelnden Basis nicht artspezifisch ist. Innerhalb einer Art konnten deutliche "Wurzeln", aber auch ein oberflächliches Aufsitzen der Fruchtkörper beobachtet werden. Die Form der Verankerung im Substrat scheint durch die Struktur des Holzes bedingt zu sein. Die Verwendung einer "Wurzel" als systematisch relevantes Kriterium ist nur dann möglich, wenn sie konstant ausgeprägt ist, wie z.B. bei Ditiola radicata (vgl. McNABB,1966).

g. Fruchtkörperentwicklung

Die Fruchtkörperentwicklung wurde bisher nur von KENNEDY (1972) bei Calocera cornea untersucht. Obwohl diese Arbeit neue Aspekte für die Systematik der Dacrymyceten eröffnete, wurden Merkmale der Ontogenie von keinem der späteren Bearbeiter berücksichtigt. Die Untersuchungen zur Ontogenie der Dacrymyces-Arten ließen erkennen, daß die Ausbildung der Fruchtkörper immer über pustelige Jugendstadien abläuft. Schnallenbesitzende Arten wie D.macnabbii und D.tortus bilden im jugendlichen Zustand ein Mycel ohne Schnallen aus. Die Schnallenbildung setzt bald ein, doch sind in reifen Fruchtkörpern vor allem an der Basis und gelegentlich auch im Inneren, noch schnallenlose Hyphen vorhanden. Bei anderen Arten mit Schnallen, wie z.B. D.variisporus, konnten sie in allen Entwicklungsstadien gefunden werden.

Das Merkmal des Fehlens von Schnallen in Jugendstadien schnallenbesitzender Arten kann zusätzlich zur Charakterisierung der Gruppe D.macnabbii-D.tortus-D.enatus herangezogen werden.

Ontogenetische Studien sind demnach in der Lage, der Systematik zusätzliche Impulse zu geben. Da die bisherige Kenntnis der

Entwicklungsstadien von Dacrymyceten noch sehr mangelhaft ist, läßt sich die Bedeutung der Merkmale nicht in ihrem vollen Umfang abschätzen.

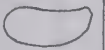
h. Substrat

Über die Substratbindung der Dacrymyceten ist relativ wenig bekannt. Bei der Untersuchung der Dacrymyces-Arten fiel auf, daß einige Arten auf bestimmte Substrate beschränkt sind. Dabei kann das Substratspektrum eine Holzart (z.B. D.estonicus auf Kiefer) oder eine Gruppe umfassen (z.B. D.enatus auf Laubholz, D.confluens und D.variisporus auf Nadelholz), wobei bestimmte Baumarten bevorzugt werden können. Die Arten des D.stillatus-Komplexes (einschließlich D.minor und D.capitatus) und D.palmatus sind nicht an ein bestimmtes Substrat gebunden. Sie kommen meistens auf Nadelholz vor, doch sind auch Funde auf Laubholz nicht selten. Im Falle des D.stillatus-Konglomerates ist zu überprüfen, ob die verschiedenen Formen durch ihr Substratverhalten unterschieden werden können.

Die Dacrymyces-Arten verhalten sich also bezüglich der Substratwahl sehr heterogen. Die Verwendbarkeit des Merkmals zur Kennzeichnung von Verwandtschaften ist insoweit gegeben, daß nah verwandte Arten oft gleichartige Ansprüche zeigen. Ob dies auf andere Gattungen übertragbar ist, muß weiteren Untersuchungen überlassen bleiben.

In der Tabelle 2 sind die wichtigsten Merkmale der untersuchten Dacrymyces-Arten aufgeführt. Sie bildet die Grundlage für die folgende Diskussion der Arten und ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen.

Tabelle 2: Wichtige Merkmale der untersuchten Dacrymyces-Arten

	stillatus	minor	capitatus	estonicus	palmatus	variisporus	macnabbii	tortus	enatus	confluens	ovisporus
Sporen											
Septen	3	3	3	7	7	7	0-1	0-1	1	3	verschieden
Größe in µm	13,5-17(-19) x 5-7(-8)	13-15 x 5-7	14-16 x 5-7	20-23 x 10-12	18-20,5 x 5,5-7	17,5-24 x 7,5-8,5	12-14 x 4-6,5	10-13 x 4,5-5,5	10-13 x 4-6	13-15 x 4-6	10-12 x 9-11 14-18 x 9-14
Schnallen	–	–	–	–	–	+	+ Schnallenbögen	+	+	+	+
Hymenium											
Dikaryophysen	–	–	–	+ einfach, dünnwandig	–	–	+ basal dickwandig, apikal verzweigt	– dünnwandig, im Alter verzweigt	+ dünnwandig, im Alter verzweigt	+ basal dickwandig, im Alter verzweigt	+ dickwandig - einfach oder dünnwandig - verzweigt
Basidien				basal aufgeblasen					leicht dickwandig	teilweise dickwandig	auch mit einem Sterigma
-größe in µm b-basal a-apikal	[25-] 35-45 [-60] x 3-4	30-45 x 3-4 b 5-7 a	30-40 x 5-7	50-75 x 7-11 b 6-8 a	45-55 x 3-5	55-60 x 4-5	60-75 x 2,5-4	30-40 x 2,5-6	20-30 x 2,5-5	20-35 x 3-6	65-85 x 5-7 b 6-8 a 80-100 x 3-5 b 6-8 a
Hyphen der sterilen Oberfläche	einfach dünnwandig	einfach dünnwandig	einfach, dünn- oder dickwandig	letzte Zelle verdickt	dickwandig, Endzelle aufgeblasen	dickwandig, Endzelle aufgeblasen	dickwandig, unregelmäßig	dickwandig, apikale Auswüchse	dickwandig apikale Auswüchse	einfach, dickwandig	einfach, dickwandig
Fruchtkörpergröße ø in mm	bis 5	0,5 – 1,2	bis 5	bis 4,5	bis 7	0,7 – 1,5	0,5 – 1,5	0,3 – 1	0,25 – 0,6	0,4 – 1	bis 4 oder unter 1
Substrat L - Laubholz N - Nadelholz	L / N	L / N	L / N	Kiefer	L / N	N, bes. Kiefer	Kiefer	N, bes. Kiefer	L, bes. Buche	N, bes Kiefer	N

Bei der Besprechung von D.stillatus wurde deutlich, daß es sich nicht um eine eng umgrenzbare Art, sondern um einen Formenkomplex handelt. Als D.stillatus s.str. sollte allein die konidien- und basidienbildende Form betrachtet werden. Da beide Fruchtkörpertypen auch getrennt voneinander vorkommen können, erhebt sich die Frage nach der Unterscheidbarkeit zu anderen Formen. Die anamorphen Fruchtkörper sind immer eindeutig zu identifizieren, während allein vorkommende teleomorphe Fruchtkörper von D.stillatus s.str. kaum von denen des D.stillatus-Umkreises zu unterscheiden sind. D.stillatus s.str. wurde bisher oft durch die Dickwandigkeit der Sporen charakterisiert. Dieses Merkmal ist jedoch nicht konstant ausgeprägt und ist so für die Kennzeichnung nicht verwendbar. Die vielfältigen Formen teleomorpher Fruchtkörper mit nur geringen morphologischen Unterschieden sind unter D.stillatus s.l. zusammenzufassen. Es handelt sich hierbei anscheinend um eine stark evolvierende Gruppe, die morphologisch noch nicht faßbar ist. Nach dem augenblicklichen Kenntnisstand können die Formen von D.stillatus s.l. nicht in einer Art, D. lacrymylis, zusammengefaßt werden, da der Komplex zu heterogen ist. Eine Korrelation zwischen Substrat und Morphologie ist bisher nicht erkennbar. Neben gezielten morphologischen Untersuchungen könnten Kreuzungsexperimente oder molekularbiologische Methoden möglicherweise zur Auftrennung von D.stillatus s.l. beitragen. Bei der Auswahl der zu untersuchenden Objekte sollte das Substrat berücksichtigt werden.

Der Formenkomplex um D.stillatus ist durch folgende Punkte zu kennzeichnen:

- Sporen im reifen Zustand mit drei Quersepten
- Septen der Hyphen ohne Schnallen
- Hymenium ohne Dikaryophysen, Basidien ohne besondere Merkmale
- Sterile Oberfläche nicht oder kaum differenziert; Hyphen immer dünnwandig.

Aus dem Formenschwarm des derart charakterisierten Komplexes lassen sich neben D.stillatus s.l. zwei weitere Arten abtrennen: D.minor und D.capitatus.

Habituell läßt sich D.minor aufgrund seiner kleinen Fruchtkörper mit konstanter, charakteristischer Farbe gut von D.stillatus s.l. unterscheiden. Die mikroskopischen Unterscheidungsmerkmale sind sehr gering. Die Größe der Sporen bewegt sich in der Variationsbreite derjenigen von D.stillatus und ist daher nicht als trennendes Merkmal zu verwenden. Die gelegentlich auch bei D.minor auftretenden, leicht dickwandigen Sporen sind nicht von denen des D.stillatus-Umkreises zu unterscheiden. Die Basidien von D. minor sind apikal breiter als basal und wirken gedrungen. Doch kann auch dieses Merkmal aufgrund der Variationsbreite der D. stillatus-Basidien nicht als trennendes Kriterium hervorgehoben werden. Die Morphologie der sterilen Oberfläche, wie sie bei D.minor zu finden ist, gleicht der mancher D.stillatus-Formen. Bezüglich des Substratverhaltens sind ebenfalls keine signifikanten Unterschiede festzustellen. D.minor ist also nur aufgrund habitueller Merkmale eindeutig von D.stillatus s.l. zu unterscheiden.

Bei D.capitatus ist eine mikroskopische Charakterisierung durch die dickwandigen Hyphen des Fruchtkörper-Inneren und des äußeren Stielbereiches möglich. Derartige Hyphen mit verdickten Zell-

wänden sind bei keiner anderen Form der D.stillatus-Gruppe zu finden. Habituell ist D.capitatus nur bei typisch ausgeprägter, gestielt-kopfiger Fruchtkörperform ansprechbar.Oft besitzen nur wenige Individuen einer Aufsammlung diese Form. Als weiteres, charakteristisches Merkmal von D.capitatus wird häufig die kräftige , wurzelnde Basis angeführt (REID, 1974). Das Merkmal ist jedoch nicht konstant und kann daher nicht zur Charakterisierung der Art herangezogen werden.

Die Schwierigkeiten, die sich bei der Abtrennung der beiden Arten D.minor und D.capitatus von D.stillatus ergeben, wurden bereits von OLIVE (1947) und KENNEDY (1958b) erkannt. KENNEDY (S.912f) beschreibt D.deliquescens (=D.stillatus), D.minor und D.ellisii (=D.capitatus) als Eckpunkte eines Dreieckes, die durch vielfältige Übergänge miteinander verbunden sind. Konstante Artabgrenzungen sind nach KENNEDY dabei nicht möglich, auch wenn einige Aufsammlungen genau den Beschreibungen der Eckpunkte entsprechen. Die Bestimmung intermediärer Formen dagegen sei willkürlich. KENNEDY vermutet, daß hier nur eine polymorphe Art mit vielen Zwischenformen vorliegt. Sie schlägt eine Aufteilung der Art D.deliquescens in drei Varietäten vor: var.deliquescens, var.minor und var.ellisii. Diese Einteilung in Varitäten wurde von späteren Bearbeitern nicht übernommen. Welche taxonomischen Ränge den verschiedenen Formen zugeordnet werden können, sollte erst nach der dringend notwendigen Bearbeitung des gesamten D. stillatus-Komplexes entschieden werden. Neben den bekannten Arten D.minor und D.capitatus sollten bei einer derartigen Untersuchung auch die weniger bekannten Arten D.lacrymalis, D.intermedius und D.cupularis berücksichtigt werden. Die drei zuletzt

genannten Arten gehören aufgrund ihrer mikroskopischen Merkmale eindeutig zum D.stillatus-Umkreis, sind jedoch kaum zu identifizieren (Merkmale siehe McNABB, 1973).

Zusätzlich zum D.stillatus-Komplex sind noch zwei weitere Dacrymyces-Arten durch ein schnallenloses Mycel ausgezeichnet: D.estonicus und D.palmatus. Beide Arten besitzen Sporen mit sieben Septen, doch ist die Sporenform sehr unterschiedlich. Während D.estonicus breit-ovale, nicht gekrümmte Sporen aufweist, sind die von D.palmatus länglich-oval und oft leicht gekrümmt. Wichtige Unterscheidungsmerkmale sind auch im Bereich des Hymeniums , der sterilen Oberfläche und der Substratabhängigkeit vorhanden.

D.estonicus ist die einzige untersuchte Dacrymyces-Art, die bereits in jungen Hymeniumsanlagen deutlich identifizierbare, einfache, nicht verzweigte Dikaryophysen besitzt. Ein auffälliges Merkmal ist die basale Anschwellung der Basidien. Die Morphologie des sterilen Bereiches mit differenzierten Endzellen ist konstant. D.estonicus ist an die Kiefer als Substrat gebunden und konnte nur auf Ästen bis zu einer bestimmten Größe gefunden werden. Eine derartige Merkmalskombination ist von keiner anderen Art der Dacrymyceten bekannt. Während die Sporen oder die Differenzierung der sterilen Oberfläche Hinweise auf andere Gattungen liefern könnten, sind die Merkmale des Hymeniums nur bei D.estonicus zu finden. Die Art steht daher sehr isoliert. Verwandtschaftliche Beziehungen sind nicht zu erkennen.

D.palmatus unterscheidet sich von D.estonicus nicht nur durch die Form der Sporen, sondern auch durch das Fehlen der Dikaryo-

physen und die apikal dickeren Basidien. Die sterile Oberfläche zeigt Strukturen, die mit denen der Guepiniopsis-Arten vergleichbar sind. Die Gattung Guepiniopsis ist nach McNABB (1965c) durch einfache oder verzweigte, zylindrische, septierte Haare im sterilen Bereich der Fruchtkörper charakterisiert. Diese können dick- oder dünnwandig sein. Die Typus-Art von Guepiniopsis, G. buccina, besitzt wesentlich kleinere Sporen als D.palmatus mit nur drei Septen. Eine weitere Art, G.chrysocoma, hat dagegen zwar Sporen mit sieben Septen, doch sind im Gegensatz zu D. palmatus die Hyphen mit Schnallen versehen. Nach den Untersuchungen von KENNEDY (1956a) ist D.palmatus nicht substratspezifisch. Auch G.buccina wächst auf Angiospermenholz und gelegentlich auch auf Nadelholz. Die Übereinstimmung der Merkmale des Hymeniums, der sterilen Oberfläche, des Fruchtkörper-Inneren und der Substratwahl kann auf eine Verwandtschaft von D.palmatus und G.buccina hinweisen. Eine Erhöhung der Anzahl der Sporensepten kann in einer natürlichen Verwandtschaft als Evolutionstendenz aufgefaßt werden (OBERWINKLER, unveröffentlicht). Die fehlende Übereinstimmung des Sporenmerkmals kann in diesem Sinne interpretiert werden.

Die dritte der untersuchten Dacrymyces-Arten mit achtzelligen Sporen ist D.variisporus. Sie unterscheidet sich von D.palmatus und D.estonicus durch das Vorhandensein von Schnallen. Im Hymenium fehlen, wie bei D.palmatus, die Dikaryophysen, doch sind die Basidien etwa gleichbleibend schmal. Die Morphologie der sterilen Oberfläche erinnert an die der Heterotextus-Arten. Während die Endzellen der vier von McNABB (1965d) angeführten

Heterotextus-Arten basal verdickt sind, weisen die Endzellen von D.variisporus eine apikale Erweiterung auf. Eine bessere Übereinstimmung der Merkmale ergibt sich bei einem Vergleich von D.variisporus und Guepiniopsis chrysocoma, einer Art, deren Zugehörigkeit zu Dacrymyces oder Guepiniopsis umstritten ist (vgl. McNABB, 1973 und REID, 1974). Sowohl die Merkmale der Sporen als auch die des Hymeniums und die der Schnallen stimmen überein. Die Endzellen der sterilen Oberfläche sind bei D.variisporus stärker keulig erweitert als bei G.chrysocoma (nach den Angaben von REID, 1974). D.variisporus und G.chrysocoma könnten daher zwei nah verwandte Arten darstellen, die aufgrund ihrer apikal erweiterten Endzellen der sterilen Oberfläche von Heterotextus mit basal angeschwollenen Endzellen, sowie von Guepiniopsis mit kettenartig differenzierten Hyphen zu trennen sind.

Aus der Gruppe der Dacrymyces-Arten mit Schnallen können die drei Arten D.macnabbii, D.tortus und D.enatus als eine Verwandtschaft zusammengefaßt werden. Gemeinsames Merkmal aller drei Arten sind die länglich-ovalen Sporen ohne oder mit nur einem Septum. Bei D.macnabbii und D.tortus treten schnallenlose Jugendstadien auf (die Fruchtkörperentwicklung von D.enatus konnte nicht untersucht werden). Bei einem Vergleich der weiteren Merkmale ergibt sich, daß D.tortus und D.enatus eine engere Verwandtschaft darstellen, während die Differenzen zu D.macnabbii etwas größer sind.

Die Unterschiede zwischen D.tortus und D.enatus sind äußerst gering. Während die Sporen von D.tortus in den meisten Fällen keine Septen besitzen, sind die von D.enatus meistens zweizellig. Die

Dikaryophysen beider Arten sind gleichartig differenziert und entwickeln sich erst in älteren Hymeniumsstadien. Die Basidien von D.enatus sind etwas gedrungener und oft leicht dickwandig. Auch die Unterschiede in der Morphologie der sterilen Oberfläche sind sehr gering ausgeprägt. Bevor die Variationsbreite dieses Merkmales bei D.enatus nicht bekannt ist, lassen sich keine sicheren Angaben über die Unterschiede machen. Wichtigstes trennendes Merkmal ist das Substrat. Während D.tortus vorwiegend auf Kiefern wächst, ist D.enatus auf Laubholz, und dabei überwiegend auf Buche beschränkt. Möglicherweise handelt es sich bei D.enatus nur um eine substratbedingte Variante von D.tortus.

D.macnabbii unterscheidet sich von den beiden genannten Arten primär durch das Vorkommen von Schnallenbögen. Sind diese im Hymenium ausgebildet, zeigen sich deutliche Unterschiede zur D.enatus-D.tortus-Gruppe. Die Basidien sind wesentlich länger, und die Dikaryophysen sind im unteren Teil leicht dickwandig. Deren apikalen Auswüchse sind stark verzweigt und dünnwandig. Wie bei D.tortus und D.enatus werden diese sterilen Elemente erst zu einem späteren Zeitpunkt der Hymeniumsentwicklung ausgebildet. Die Morphologie der sterilen Oberfläche unterscheidet sich sehr von derjenigen der beiden anderen Arten. Zwischen den typisch ausgeprägten Formen von D.macnabbii und D.tortus gibt es Übergänge, die auf die verwandtschaftliche Beziehung hindeuten. So sind bei einigen Fruchtkörpern von D.macnabbii im Inneren Schnallenbögen zu finden, im Hymenium fehlen sie aber. In diesen Fällen gleicht die Hymeniumsmorphologie sehr derjenigen von D. tortus. Beide Arten besitzen die gleiche Substratspezifität, was ebenfalls als Hinweis auf die Verwandtschaft gedeutet werden

kann.

Aufgrund der Übergänge können die drei Arten D.macnabbii-D.tortus-D.enatus als eine Verwandtschaftsreihe aufgefaßt werden, die Beziehungen zur Gattung Dacryomycetopsis aufweist. Diese Gattung wurde 1958 von RICK mit einer Art, Dacryomycetopsis rosea, eingeführt und wird nun erstmals von OBERWINKLER (unveröffentlicht) in die Gattungsdiskussion der Dacrymyceten eingebracht. Übereinstimmend bei D.macnabbii und Dacryomycetopsis rosea sind die Merkmale der Sporen und die des Hymeniums. Die Sporen von Dacryomycetopsis rosea sind mit 30 x 12µm (nach RICK, 1958, S. 53) wesentlich größer als die von D.macnabbii. Der Bau der Dikaryophysen ist vergleichbar. Das Substrat von Dacryomycetopsis wird von RICK leider nicht angegeben. Schnallenlose Entwicklungsstadien sind ebenfalls nicht bekannt, da keine ontogenetischen Studien vorliegen. Solche Stadien müßten aufgrund der bekannten verwandtschaftlichen Verhältnisse gefordert werden.

Aufgrund verschiedener morphologischer Merkmale wird Dacrymyces confluens von den anderen schnallenbesitzenden Dacrymyces-Arten abgetrennt. D.confluens besitzt als einzige dieser Arten Sporen mit drei Septen. Die erst im Alter erscheinenden Dikaryophysen sind mit denen der Gruppe D.macnabbii-D.tortus-D.enatus vergleichbar. Auffällig ist die verdickte Basidienwand. Zwar sind bei D.enatus die Wände der Basidien ebenfalls leicht verdickt, doch erreicht die Verdickung nicht das gleiche Ausmaß. Nur von Cerinomyces ceraceus sind entsprechende Wandverdickungen an den Basidien bekannt (GINNS, 1982). Diese Art mit corticioiden Fruchtkörpern besitzt zwar ebenfalls Sporen mit drei Septen, ist aber

schnallenlos. Nach GINNS werden die Fruchtkörper von Cerinomyces ceraceus von einem weißen Rand begrenzt. Die Hyphen dieses Randbereiches werden nicht näher beschrieben. Da in anderen Bereichen des Fruchtkörper dickwandige Hyphen vorkommen, wird die Randzone möglicherweise auch von solchen gebildet. Eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen pusteligen und corticioiden Vertretern der Dacrymyceten wurde bisher noch nicht diskutiert. Ein Grund dafür ist sicherlich der, daß bisher die Fruchtkörperformen zu stark bewertet wurden. Die horizontale Gliederung der Gattungen sollte zugunsten einer die vertikale Richtung auch berücksichtigenden Systematik überprüft werden. Arbeiten wie die von JÜLICH (1982), der die Familie der Cerinomycetaceae allein aufgrund der Fruchtkörperform einführt, sind für eine Systematik, die sich auf natürlichen Verwandtschaften begründen sollte, nicht dienlich. Die enge Verknüpfung der Dacrymyceten-Arten wird wesentlich besser durch die Zusammengehörigkeit in einer Familie, der der Dacrymycetaceae, ausgedrückt.

Während ein Teil der Merkmale von D.confluens auf eine mögliche Verwandtschaft zu C.ceraceus hindeutet, weisen andere Merkmale in Richtung Femsjonia. Wie bei D.confluens wird bei den beiden Femsjonia-Arten, F.luteo-alba (= F.peziziformis, McNABB, 1965e) und F.pezizoidea, die sterile Oberfläche von dickwandigen, einfachen Hyphen gebildet. In allen drei Fällen treten diese Hyphen habituell als weiße Behaarung in Erscheinung. Die Merkmale des Hymeniums und die der Sporen stimmen bei D.confluens und F. pezizoidea (vgl.McNABB, 1965e) mit Ausnahme der dickwandigen Basidien überein. Unterschiede zu F.luteoalba bestehen vor allem in der Sporenseptierung, da die Sporen von F.luteo-alba bis zu

zwanzig Septen bilden.
Bei D.confluens lassen sich also aufgrund der Übereinstimmung jeweils mehrerer, aber unterschiedlicher Merkmale zum einen Hinweise auf Cerinomyces ceraceus und zum anderen Hinweise auf Femsjonia, besonders F.pezizoidea, finden.

Mauerförmig septierte Sporen sind bisher nur von D.ovisporus bekannt. Die Art steht daher sehr isoliert, und zwar sowohl innerhalb der Gattung Dacrymyces als auch in Beziehung zu allen anderen Gattungen der Dacrymyceten. Aus der Besprechung in Kap. 4.11 wird deutlich, daß es sich bei D.ovisporus keineswegs um eine einheitliche Art, sondern um einen Artenkomplex handelt. Dieser Komplex ist durch das Merkmal der mauerförmig septierten Sporen gekennzeichnet. Die extreme Seltenheit der verschiedenen Formen erschwert die notwendige Bearbeitung. Es zeigt sich bereits jetzt, daß zumindest bezüglich der Merkmale des Hymeniums keine Einheitlichkeit vorliegt. Auffällig ist das unterschiedlich häufige Vorkommen einsporiger Basidien. Im manchen Fruchtkörpern sind nur Basidien mit einem Sterigma zu finden, während andere Formen ausschließlich die für Dacrymyceten typischen zweisporigen Basidien aufweisen. Das Auftreten beider Basidientypen in einem Hymenium ist ebenfalls bekannt. Die Bedeutung einsporiger Basidien für die Systematik des D.ovisporus-Komplexes ist noch unklar, da zu wenige Funde untersucht werden konnten. Das Merkmal ist jedoch gut geeignet, um Verwandtschaften zu anderen Heterobasidiomyceten-Vertretern mit einsporigen Basidien zu diskutieren (OBERWINKLER, 1982).
Geht man davon aus, daß bei D.ovisporus durch die Sporen eine

einheitliche Verwandtschaft charakterisiert wird, würde dies bedeuten, daß andere Merkmale der Fruchtkörpermorphologie geringer zu werten sind. Das heißt, daß innerhalb einer natürlichen Verwandtschaft durchaus unterschiedlich ausgeprägte Dikaryophysen vorkommen könnten. Eine derartige Wertung der Merkmale dürfte nicht ohne Folgen für die Betrachtung anderer Gruppen der Dacrymyceten bleiben. Aus der Bearbeitung der D.ovisporus-Gruppe könnten sich also möglicherweise neue Aspekte für die Systematik der Dacrymyceten ergeben.

Die Untersuchung der einheimischen Dacrymyces-Arten zeigt folgende Beziehungen auf (Abb. 87):

- Die Gruppe D.stillatus s.l.- D.minor - D.capitatus repräsentiert Dacrymyces s.str.
- D.estonicus steht isoliert ohne erkennbare verwandtschaftlichen Beziehungen.
- D.palmatus läßt Übereinstimmungen mit Guepiniopsis buccina erkennen.
- D.variisporus zeigt Verbindungen zu Guepiniopsis chrysocoma und damit zum Heterotextus-Guepiniopsis-Komplex.
- Die Arten D.tortus und D.enatus sind sehr eng verwandt und sind durch Übergänge mit D.macnabbii verbunden. Durch übereinstimmende Merkmale ist eine Verwandtschaft mit Dacryomycetopsis anzunehmen.
- D.confluens bietet einerseits Hinweise auf Cerinomyces ceraceus und andererseits auf Femsjonia pezizoidea.

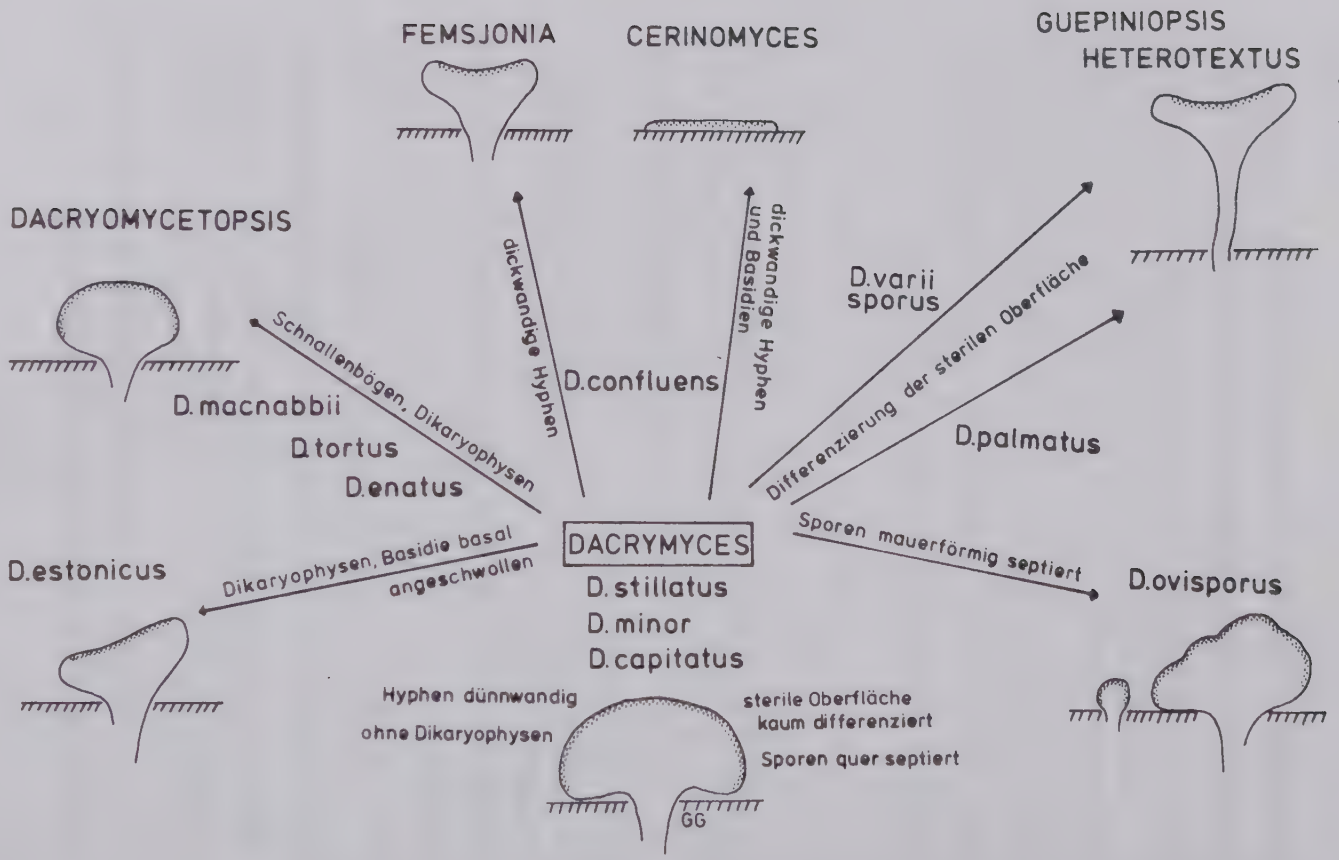

FEMSJONIA
CERINOMYCES
GUEPINIOPSIS
HETEROTEXTUS
DACRYOMYCETOPSIS
dickwandige Hyphen
dickwandige Hyphen und Basidien
D.varii sporus
Schnallenbögen, Dikaryophysen
D.confluens
Differenzierung der sterilen Oberfläche
D.macnabbii
D.tortus
D.enatus
D.palmatus
DACRYMYCES
D.stillatus
D.minor
D.capitatus
Sporen mauerförmig septiert
D.estonicus
Dikaryophysen, Basidie basal angeschwollen
D.ovisporus
Hyphen dünnwandig
ohne Dikaryophysen
sterile Oberfläche kaum differenziert
Sporen quer septiert
GG

Abb. 67

- D.ovisporus stellt einen isoliert stehenden Formenkomplex dar, der durch mauerförmige Sporen gekennzeichnet ist.

Die Gattung Dacrymyces wird also in Mitteleuropa von sieben Arten bzw. Artenkomplexen gebildet, die untereinander weniger verwandtschaftliche Beziehungen zeigen als zu benachbarten Gattungen. Zusammengehalten werden die Arten nur aufgrund ihrer Fruchtkörperform und, sollte diese nicht pustelig sein, durch die geringe morphologische Differenzierung der sterilen Oberfläche. Die Gattungsabgrenzungen sind sehr willkürlich interpretiert worden(vgl. McNABB, 1973 und REID, 1974). Wie unbefriedigend ein derartiges Gattungskonzept ist, wurde bereits mehrfach betont. Die heterogene Gruppe der untersuchten Dacrymyces-Arten stellt sicherlich nicht das dar, was von einer Gattung im Sinne einer natürlichen Systematik zu erwarten ist. Ein neues Gattungskonzept sollte sich daher weniger an der Fruchtkörperform als vielmehr an morphologischen Merkmalen orientieren. Da D.stillatus die Typus-Art ist, sollte ein neues Gattungskonzept folgende Punkte beinhalten:

- Sporen mit drei Quersepten im reifen Zustand
- Hymenium ohne Dikaryophysen, Basidien ohne besondere Merkmale
- Sterile Oberfläche gebildet von nicht oder wenig differenzierten, immer dünnwandigen Hyphen (Basis ausgenommen)
- Hyphenstruktur homogen, Septen ohne Schnallen.

Dacrymyces stillatus s.str. ist durch das Vorkommen teleomorpher und anamorpher Fruchtkörper gekennzeichnet. Es stellt sich die Frage, ob die Bedingung des Vorhandenseins konidienbildender Fruchtkörper mit in das Gattungskonzept aufzunehmen ist.
Das Vorhandensein oder Fehlen anamorpher Formen im Ontogeniezyklus ist von unterschiedlicher Bedeutung (MÜLLER. 1981, S.156). So werden morphologisch identische teleomorphe Formen mit einer unterschiedlichen Anzahl von anamorphen Stadien bei den Rostpilzen als eigenständige Arten angesehen, während sie bei Ascomyceten einen Artenkomplex repräsentieren. Das Vorkommen verschiedener anamorpher Formen sollte nur dann zur Auftrennung von Gattungen führen, wenn zusätzliche Merkmale , wie z.B. die der teleomorphen Fruchtkörper, sehr differieren.(S.162).
Die basidienbildenden Fruchtkörper von D.stillatus s.str. sind kaum von denen des D.stillatus-Umkreises zu unterscheiden, so daß eine Aufspaltung in verschiedene Gattungen nicht gerechtfertigt erscheint. Von OBERWINKLER (unveröffentlicht) wird die Arthrosporenbildung als Ergebnis der Artevolution gedeutet. Das Vorhandensein konidienbildender Fruchtkörper wird daher nicht in das Gattungskonzept aufgenommen.

Dacrymyces im obigen Sinne würde nur noch D.stillatus, D.minor und D.capitatus umfassen. Durch das Vorhandensein dickwandiger Hyphen an der Fruchtkörperbasis würde D.capitatus am Rand der Gattung stehen. Alle anderen untersuchten Dacrymyces-Arten gehörten nicht mehr zu Dacrymyces. Eine Neuordnung erscheint erst dann sinnvoll, wenn auch die anderen Gattungen der Dacrymyceten ausreichend morphologisch untersucht sind. Möglicherweise ist

das Problem der Dacrymyceten-Systematik allein mit der Bearbeitung der mitteleuropäischen Arbeiten nicht lösbar, sondern nur unter der Einbeziehung tropischer Formen.

6. BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL FÜR DIE EINHEIMISCHEN DACRYMYCES-ARTEN

1 Hyphen ohne Schnallen 2

1' Hyphen mit Schnallen 6

2 Sporen mit 3 Septen 3

2' Sporen mit 7 Septen 5

3 Fruchtkörper sehr klein (meist unter 1mm), gelblich-grün ..... D.minor

3' Fruchtkörper größer, gelb bis orange gefärbt, pustelig, abgeflacht oder gewunden, oder gestielt-kopfig 4

4 Fruchtkörper pustelig bis gestielt-kopfig; Basis mit dickwandigen Hyphen ..... D.capitatus

4' Fruchtkörper pustelig bis abgeflacht, glatt oder gewunden oder ohne definierbare Form; ohne dickwandige Hyphen; oft mit anamorphen Fruchtkörpern ..... D.stillatus

5 Sporen breit-oval, Basidien basal angeschwollen ..... D.estonicus

5' Sporen länglich-oval, Basidien nicht basal angeschwollen ..... D.palmatus

6 Sporen mauerförmig septiert ..... D.ovisporus

6' Sporen querseptiert oder ohne Septen 7

7 Sporen mit 7 Septen ..... D.variisporus

7' Sporen mit weniger Septen 8

8 Sporen mit 3 Septen ..... D.confluens

8' Sporen mit 0-1 Septen 9

9 Septen der Hyphen mit Schnallenbögen ..... D.macnabbii

9' Schnallen einfach 10

10 Sporen meist zweizellig; auf Laubholz ..... D.enatus

10' Sporen meist ohne Septen, auf Nadelholz ..... D.tortus

7. ZUSAMMENFASSUNG

Die elf einheimischen Arten der Gattung Dacrymyces wurden licht- und transmissionselektronenmikroskopisch untersucht.

Elektronenmikroskopische Untersuchunungen zeigten, daß die Arten einen einheitlichen Typ des Doliporus besitzen, wobei das Parenthesom einen zentralen Porus aufweist.

Der Ontogeniezyklus von Dacrymyces stillatus konnte weitgehend aufgeklärt werden. Er ist durch mehrere anamorphe Formen gekennzeichnet. Die dabei auftretenden drei Keimungsarten (Keimschläuche, Mikrokonidien und Hefen) wurden ultrastrukturell erfaßt.

Es wurden die verschiedenen Möglichkeiten des Befalls von Dacrymyces-Fruchtkörpern durch Mycoparasiten besprochen. Durch ultrastrukturelle Untersuchungen konnte ein Modell des Ontogeniezyklus eines parasitierenden Chytridiomyceten aufgestellt und die Wirt-Parasit-Beziehung geklärt werden.

Die Morphologie der Dacrymyces-Arten wurde lichtmikroskopisch untersucht und zeichnerisch dargestellt. Dabei wurden auch solche Merkmale berücksichtigt, die bisher keine oder nur ungenügende Beachtung fanden. Die präzise Beschreibung der einzelnen Arten und die Aufdeckung von Artkomplexen war möglich. Es wurde die Verwendbarkeit der Merkmale für die Systematik der Dacrymyceten diskutiert. Die genaue Kenntnis der Arten erlaubte es, Verwandtschaftsverhältnisse aufzuzeigen. Die Arten D.stillatus-D.minor-D.capitatus stellen Dacrymyces s.str. dar. Die Gruppe D.macnabbii-D.tortus-D.enatus und die Arten D.variisporus, D.palmatus und D.con-

fluens zeigen engere verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Gattungen als zu Dacrymyces s.str. oder untereinander. Aufgrund besonderer morphologischer Merkmale stehen D.estonicus und D. ovisporus isoliert. Das zur Diskussion gestellte Gattungskonzept berücksichtigt daher die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse stärker als die bisherigen.

8. LISTE DER UNTERSUCHTEN ARTEN

Soweit nichts anderes vermerkt ist, gilt in der folgenden Liste: leg. G. Göttel und M. Gottschalk; det. G. Göttel.

Dacrymyces capitatus

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Kayh; Laubnadelwald; 10.10.1981, GG 477.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Spielberg; Nadelwald; 1.11.1981, GG 518.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch zwischen Hagelloch und Hohenentringen; Laubnadelwald; 29.7.1982, GG 649.

Dacrymyces confluens

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch, Hagelloch, beim Bogentor; auf Kiefer; 4.7.1982, GG 630, GG 632.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch zwischen Hagelloch und Hohenentringen; Laubnadelwald; auf Kiefer; 29.7.1982, GG 645.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Oberndorf, Rot; Laubnadelwald; 4.10.1981, GG 464.

Dacrymyces enatus

- Deutschland, Bayern, Oberjoch, Iseler Nordhang; Bergwald; auf Buche; 13.9.1982, GG 667.

Dacrymyces estonicus

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch, Entringen, beim Sportplatz; Nadelwald; auf Kiefer; 24.5.1981, GG 258; 26.5.1981, GG 271, GG 274; 19.7.1981, GG 330.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Oberndorf, Rot; Laubnadelwald; auf Kiefer; 4.10.1981, GG 467, GG 468, GG 470.
- Deutschland, Baden, Württemberg, Schwarzwald bei Reichenbach; leg. G.Kost; auf Kiefer; 12.10.1982, GG 714.

Dacrymyces macnabbii

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch, Entringen, beim Sportplatz; Laubnadelwald; auf Kiefer; 28.5.1981, GG 290.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Spielberg, Nadelwald; auf Kiefer; 4.7.1981, GG 313; 1.11.1981, GG 521.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Hohenentringen, 20.5.1982, GG 553.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch, Hagelloch, Bogentor, Laubnadelwald; auf Kiefer; 4.7.1982, GG 621.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Igelsberg; Nadelwald; 10.10.1982, GG 710.

Dacrymyces minor

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch nördlich Bebenhausen, 9.4.1981, GG 217.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Hartwald bei Reusten; Laubnadelwald; 19.7.1981, GG 328.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, Steinenberg; 21.9.1981, GG 400, GG 401.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Spielberg; Nadelwald; 1.11.1981, GG 527, GG 529.

Dacrymyces ovisporus

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Bebenhausen, Probefläche; Fichtenwald; auf Fichte; 8.7.1980, GG 104.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzeald bei Spielberg; Nadelwald; 4.7.1981, GG 322.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Entringen; Laubnadelwald; 17.6.1982, GG 594b.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Hagelloch, Bogentor; Laubnadelwald; 4.7.1982, GG 636.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch zwischen Hagelloch und Hohenentringen; Laubnadelwald; 29.7.1982, GG 654.

Dacrymyces palmatus

- Österreich, Graz, Mantsch; leg. G. Kost; 15.9.1977; GK 894.

Dacrymyces stillatus

- Deutschland, Baden-Württemberg, zwischen Salzstetten und Heiligenbronn; auf Abies alba; leg. G. Kost; 11.9.1980, GG 136.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, beim Heuberger Tor; Abieswald; 9.2.1981, GG 177; 12.5.1981, GG 252; 29.6.1982, GG 616, GG 618, GG 619.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Tübingen, Steinenberg; auf Kiefer; 24.3.1981, GG 178, GG 185.
- Deutschland, Rheinland-Pfalz, Pfalz, Rothselberg, Selberg; Laubnadelwald; auf Eiche; 29.3.1981, GG 190, GG 194; auf Kiefer, 28.3.1981, GG 199.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Pfrondorf; Laubwald; 8.4.1981, GG 201.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch beim Heuberger Tor; 13.4.1981, GG 216.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch, Entringen, beim Sportplatz; Nadelwald; 24.5.1981, GG 261; 28.5.1981, GG 288; 23.9.1981, GG 403, GG 409.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Spielberg; Nadelwald; 4.7.1981, GG 319; 1.11.1981, GG 512, GG 528.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Mönchberg, beim Sportplatz; 18.10.1981, GG 493.
- Deutschland, Niedersachsen, Harz bei Königskrug; Fichtenwald; 10.5.1982, GG 533, GG 534.
- Deutschland, Niedersachsen, Harz bei Clausthal-Zellerfeld; Fichtenwald; 10.5.1982, GG 536.
- Deutschland, Niedersachsen, Harz bei der Odertalsperre; Buchenwald; 10.5.1982, GG 539.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Herzogsweiler; Nadelwald; 23.5.1982, GG 563.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Schopfloch; Nadelwald; 23.5.1982, GG 562.

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Dornstetten; Nadelwald; 23.5.1982, GG 568, GG 570, GG 571, GG 573, GG 574.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Hildrizhausen, Rötelberg; Laubnadelwald; 27.6.1982, GG 609, GG 611.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Südschwarzwald bei Neukirch; Nadelwald; 24.7.1982, GG 639, GG 640.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch zwischen Hagelloch und Hohenentringen; Laubnadelwald; 29.7.1982, GG 653.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Ödenwald; Nadelwald; auf Abies alba; 29.8.1982, GG 659.
- Deutschland, Bayern, Oberjoch, Iseler Nordhang; Bergmischwald; auf Buche; 16.9.1982, GG 675.
- Deutschland, Bayern, Oberjoch, Hochmoor; auf Bauholz; 16.9.1982, GG 673.
- Deutschland, Bayern, Oberjoch, Jochschrofen; auf Pinus mugo; 18.9.1982, GG 685, GG 692.
- Deutschland, Bayern, Oberjoch, zwischen Zipfelsalpe und Hinterstein; 21.9.1982, GG 703.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Igelsberg; 10.10.1982, GG 711, GG 712.
- Deutschland, Bayern, Oberjoch, 1300 m, 15.9.1981; leg. et det. F. Oberwinkler, Herb. FO 31 768.

Dacrymyces tortus

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch, Mönchberg, beim Sportplatz; Laubnadelwald; auf Kiefer; 18.10.1981, GG 491, GG 501.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Spielberg; Nadelwald; auf Kiefer; 1.11.1981, GG 509.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch zwischen Hagelloch und Hohenentringen; Laubnadelwald; auf Kiefer; 29.7.1982, GG 647, GG 648, GG 652.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Igelsberg; Nadelwald, auf Kiefer; 10.10.1982, GG 708.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Schwarzwald bei Musbach; Nadelwald; 17.10.1982, GG 720.

Dacrymyces variisporus

- Deutschland, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Entringen; Laubnadelwald; 24.5.1981, GG 256; 29.9.1981, GG 446.
- Deutschland, Baden-Württemberg, Wurmlingen, Pfaffenberg, gewann Sulztal; Nadelwald; auf Kiefer; 29.9.1981, GG 430.

Die Belegexemplare werden im Herbarium G.Gottschalk, Tübingen, bzw. im Herbarium F.Oberwinkler aufbewahrt.

9. LITERATURVERZEICHNIS

AINSWORTH G.C., SPARROW F.K. & A.S. SUSSMAN (Ed.): The Fungi, an advanced treatise. Vol. 1-4, New York, 1973.

ALEXOPOULOS, C.J. & C.W. MIMS: Introductory Mycology. New York, 1979[3].

BANDONI, R.J.: Dacrymyces ovisporus from British Columbia. Mycologia 55: 360-361, 1963.

- : Safranin O as a rapid nuclear stain for Fungi. Mycologia 71: 873-874, 1979.

BANDONI, R.J. & A.A. BISALPUTRA: Budding and fine structure of Tremella mesenterica haplonts. Can.J.Bot. 49: 27-30, 1971.

BECKETT A., HEATH I.B. & D.J. McLAUGHLIN: An atlas of fungal Ultrastructure. London, 1974.

BOURDOT, H. & A. GALZIN: Hymenomycètes de France, I. Hétérobasidiés. Bull.trim.So.Myc.Fr. 25: 15-36, 1909.

BRASFIELD, T.W.: The Dacrymycetaceae of Temperate North America. Am.Midl.Nat. 20: 211-235, 1938a.

- : Tropical Dacrymycetaceae. Lloydia 1: 153-160, 1938b.

- : Notes on the Dacrymycetaceae. Lloydia 3: 105-108, 1940.

BREFELD, O.: Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. VII. Heft: Basidiomyceten II., Protobasidiomyceten. Leipzig, 1888.

BULAT, T.J.: Cultural studies of Dacrymyces ellisii. Mycologia 45: 40-45, 1953.

- : Effect of light on color in Dacrymyces. Mycologia 46: 32-36, 1954.

BULLER, A.H.R.: Spore-discharge in the Hydneae, Tremellineae, Clavarieae, and Exobasidieae. In: Researches on fungi, Vol.II, S.149-194, London, 1922.

- : The basidial and oidial fruit-bodies of Dacrymyces deliquescens. Trans.Brit.mycol.Soc. 7: 226-230, 1922a.

BULLIARD, J.B.F.: Herb. France, 1789.

BURT, E.A.: Some North American Tremellaceae, Dacryomycetaceae and Auriculariaceae. Ann.Miss.Bot.Gard. 8: 361-396, 1921.

COKER, W.C.: Notes on the lower Basidiomycetes of North Carolina. Journ.Elisha Mitchell Soc. 35: 113-182, 1920.

CORDA, A.C.J.: Icones fungorum hucusque cognitorum. Prag, 1838.

CUNNINGHAM J.L., BAKSHI B.K., LENTZ P.L. & M.S. GILLIAM: Two new genera of leaf-parasitic fungi (Basidiomycetidae: Brachybasidiaceae). Mycologia 68: 640-654, 1976.

CURTIS, K.M.: The life history and cytology of Synchytrium endobioticum (Schilb.)Per., the cause of the wart disease in potato. Trans.Roy.Soc.London B210: 409-478, 1921.

CZECZUGA, B.: Badania nad karotenoidami u grzybów. IX. Dacrymycetaceae (Investigations on carotenoids in fungi). Acta Mycol. 16: 115-120, 1980.

DANGEARD, P.A.: Mémoire sur la réproduction sexuelle des Basidiomycetes. Le Botaniste 4: 119-181, 1895.

DONK, M.A.: The generic Names proposed for Hymenomycetes. - VIII. Auriculariaceae, Septobasidiaceae, Tremellaceae, Dacrymycetaceae. Taxon 7: 164-178, 193-207, 236-250, 1958.

- : On some old species of Dacrymycetaceae. Proceedings,

Ser. C 67(2): 1-18, 1964.

- : Check List of Europaen Hymenomycetous Heterobasidiae. Persoonia 4: 145-335, 1966.

DUBY, J.E.: "Dacrymyces". Bot.Gall. 2: 729, 1830.

DUNCAN, E.G. & J.R.M. CHISHOLM: Post-meiotic events in Dacrymyces stillatus. Trans.Br.mycol.Soc. 79: 299-303, 1982.

ERIKSSON, J.: Studies in the Heterobasidiomycetes and Homobasidiomycetes-Aphyllophorales of Muddus National Park in North Sweden. Symb.bot.Upps. 16: 1-172, 1958.

FISHER, M.C.: A Comparative Morphological Study of Certain Species of the Dacrymycetaceae. Proc.Iowa Acad.Sci. 38: 115-125, 1931.

FIELD, J.H.: Laboratory culture of Dacryomyces deliquescens Duby. Nature 198: 907, 1963.

FLEGLER S.L., HOOPER G.R. & W.G. FIELDS: Ultrastructural and cytochemical changes in the basidiomycete dolipore septum associated with fruiting. Can.J.Bot. 54: 2243-2253, 1976.

FRANKE, W.W.: Structure, Biochemistry and Functions of the Nuclear Envelope. Intern.Rev.Cytol.Suppl.4: 71-236, 1974.

FRIES, E.: Systema Mycologicum. 1822.

- : Elenchus Fungorum. Vol.I,II. Greifswald, 1828.

- : Epicr.Syst.Mycol., 1838.

- : Hymenomycetes Europ., 1874.

GILBERT, E.M.: Nuclear Phenomena in the Basidium and in the Germinating Spores of Dacrymyces and Tremella. Science, n.ser. 33: 264, 1911.

- : Cytological studies of the lower Basidiomycetes -

I. Dacrymyces. Trans.Wis.Acad. 20: 387-397, 1921.

GINNS, J.: Cerinomyces ceraceus sp.nov. and the similar C.grandinioides and C.lagerheimii. Can.J.Bot. 60: 519-524, 1982.

GOLDSTROM, D.D. & V.G.LILLY: The effect of light on the survival of pigmented and nonpigmented cells of Dacryopinax spathularia. Mycologia 57: 612-623, 1965.

GOODWIN, T.W.: Studies in carotenogenesis 8. The carotenoids present in the basidiomycete Dacryomyces stillatus. Biochem.J. 53: 538-540, 1953.

GUNNING,B.E.S. & M.W. STEER: Biologie der Pflanzenzelle. Stuttgart, New York, 1977.

HANNA, C. & T.J. BULAT: Pigment study of Dacrymyces ellisii.

HAUERSLEV, K.: New or rare resupinate fungi from Denmark. Friesia 11: 272-280, 1979.

HEIM, P.: Sur la localisation des pigments carotiniens chez les Phalloideés. Compt.Rend.Acad.Sci.Paris 222: 1354-1355,1946a.

- : Sur les pigments carotiniens des champignon. Compt. Rend.Acad.Sci. Paris 223: 1170-1172, 1946b.

HÖHNEL, F.v.: Mykologisches. Öst.Bot.Z. 54: 425, 1904.

HOLTERMANN, C.: Mykologische Untersuchungen aus den Tropen. Berlin, 1898.

INGOLD, C.T.: Jelly as a water-reserve in fungi. Trans.Brit.mycol.Soc. 42: 475-478, 1959.

- : Fungal Spores, Their liberation ans dispersal. Oxford, 1971.

ISTVANFFI, G.v.: Über die Rolle der Zellkerne bei der Entwicklung der Pilze. Ber.deutsch.Bot.Ges. 13: 452-467, 1895.

JAHN, H.: Pilzbewuchs an Fichtenstümpfen (Picea) in westfälischen Gebirgen. Westf.Pilzbriefe 3: 110-122, 1962.

- : Pilze an Weißtanne (Abies alba). Westf.Pilzbriefe 7: 17-40, 1968.

JUEL, H.O.: Die Kerntheilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. Jahrb.wiss.Bot. 32: 361-388,1898.

JÜLICH, W.: Higher Taxa of Basidiomycetes. Vaduz, 1982.

KARLING, J.S.: Chytridiomycetarum iconographia. Vaduz, 1977.

KARSTEN, P.A.: Rysslands, Finlands och den Skandinaviska Halöns Hattsvampar, II. Bidr.Kann.Finl.Nat.Folk. 36: 1-242, 1882.

- :"Dacrymyces confluens". Meddn.Soc.Fauna Fl.fenn. 14: 83, 1887.

KENDRICK, B. & R. WATLING: Mitospores in Basidiomycetes. In: KENDRICK, B. (Ed.): The Whole Fungus. Vol. 1 & 2, S. 473-545; Ottawa, 1979.

KENNEDY, L.L.: Dacrymyces palmatus. Mycologia 48: 311-319, 1956a.

- : The names Dacrymyces stillatus und Dacrymyces abietinus. Mycologia 48: 878-880, 1956b,

- : The Genera of the Dacrymycetaceae. Mycologia 50: 874-895, 1958a.

- : The Genus Dacrymyces. Mycologia 50: 896-915, 1958b.

- : Basidiocarp development in Calocera cornea. Can.J.Bot. 50: 413-417, 1972.

KHAN, S.R. & J.W. KIMBROUGH: Septal ultrastructure in some genera of the tremellaceae. Can.J.Bot.58: 55-60, 1980.

- : A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures. Mycotaxon 15: 103-120, 1982.

KOBAYASI, Y.: On the Dacrymyces Group. Sc.Rep.Tokyo Bunrika Daigaku Sect. B4: 105-128, 1939a.

- : On the genera Femsjonia, Guepinia and Calocera from Japan. Sc.Rep.Tokyo Bunrika Daigaku Sect. B 4: 215-227,1939b.

KOBAYASI, Y. & K. TUBAKI: Studies on cultural characters and asexuell reproduction of Heterobasidiomycetes, I. Trans.Mycol.Soc.Japan 6: 29-36, 1965.

KOCH, W.J.: Studies of the motil cells of chytrids. Am.J.Bot. 48(9): 786-788, 1961.

LAURILA, M.: Basidiomycetes novae rariosque in Fennia collecti. Ann.Bot.Soc.Zool.Bot.Fenn.Vanamo 10: 2-3, 1939.

LOSA, E.D.M.: Aportación al estudio de la flora micológica espanola. Anales del Jardin Botanico de Madrid 2: 87-142, 1941.

LOWY, B.: A new Dacrymyces. Bull.Torrey Bot.Cl. 81: 300-303,1954.

- : Illustrations and keys to the tremellaceous fungi of Lousiana. Lloydia 18: 149-181, 1955.

- : New or Noteworthy Tremellales from Bolivia. Mycologia 51: 840-850, 1959.

- : Some Tremellales from Finland. Sydowia 14: 104-105, 1960.

- : Additional neotropical Tremellales. Mycologia 67: 991-1000, 1975.

MAGASI, L.P.: Conidial Discharge in Dacrymyces. Mycologia 57: 136-138, 1965.

- : Germination of basidiospores of Dacrymyces deliquescens var. deliquescens. Can.J.Bot. 43: 333, 1965a.

MARTIN, G.W.: Some Heterobasidiomycetes from Eastern Canada. Mycologia 32: 683-695, 1940.

- : The Tremellales of the Nort Central United States and Adjacent Canada. Stud.nat.Hist.Io.Univ. 18: 1-88, 1944.

- : Revision of the North Central Tremellales. Stud.nat.Hist.Io.Univ. 19: 1-122, 1952.

- : A new species of Dacrymyces from Honduras. Mycologia 50: 939-941, 1958.

MARTIN, G.W. & M.C. FISHER: The genera of the Dacrymycetaceae. Univ.Iowa Stud.nat.Hist. 25: 8-13, 1933.

MARTIN, G.W. & E.E. HUBER: Notes on the Tremellales of Iowa, with keys. Univ. Iowa Stud.nat.Hist. 12: 91-104, 1927.

MAUL, G.G.: The Nuclear and Cytoplasmic Pore Complex: Structure, Dynamics, Distribution, and Evolution. Intern.Rev.Cytol. Suppl. 6: 75-186, 1977.

McNABB, R.F.R.: Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae.

1. Cerinomyces N.Z.J.Bot. 2: 415-424, 1964.
2. Calocera N.Z.J.Bot. 3: 31-58, 1965a.
3. Dacryopinax N.Z.J.Bot. 3: 59-72, 1965b.
4. Guepiniopsis N.Z.J.Bot. 3: 159-169, 1965c.
5. Heterotextus N.Z.J.Bot. 3: 215-222, 1965d.
6. Femsjonia N.Z.J.Bot. 3: 223-228, 1965e.
7. Ditiola N.Z.J.Bot. 4: 546-558, 1966.
8. Dacrymyces N.Z.J.Bot.11: 461-524, 1973.

McNABB, R.F.R. & P.H.B. TALBOT: Holobasidiomycetidae: Exobasidiales, Brachybasidiales, Dacrymycetales. In: AINSWORTH, G.C. (Ed.): The Fungi. Vol. IVB, S.317-325, 1973.

MOORE, R.T.: Taxonomic significance of septal ultrastructure with particular reference to the jelly fungi. Mycologia 70: 1007-1024, 1978.

MOORE, R.T. & J.H. McLEAR: Fine structure of Mycota. 7. Observations on septa of Ascomycetes and Basidiomycetes. Am.J.Bot. 49: 86-94, 1962.

MÜLLER, E.: Relations between Conidial Anamorphs and their Teleomorphs. In: COLE, G.T. & B. KENDRICK (Ed.): Biology of Conidial Fungi. Vol. I, S.145-169, New York, London, 1981.

NEUHOFF, W.: Gallertpilze. Z.f.Pilzkunde 2: 175-178, 1923.

- : Gallerttränen (Zur Kenntnis der europäischen Dacrymyces-Arten). Schweiz.Z.f.Pilzkunde 12: 78-82, 1934.

- : Die Gallertpilze Schwedens (Tremellaceae, Dacrymycetaceae, Tulasnellaceae, Auriculariaceae). Ark.Bot. 28A: 1-57, 1936.

NEES, v.E.C.G.D.: Das System der Pilze und Schwämme. Würzburg, 1816/17.

OBERWINKLER, F.: Basidientypen niederer Basidiomyceten. Ber.Deutsch.Bot.Ges. 77: 114-117, 1965.

- : Das neue System der Basidiomyceten. In: FREY W., HURKA H. & F.OBERWINKLER (Hrsg.): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. Stuttgart, New York, 1977, S.59-105.

- : The significanca of the morphology of the basidium in the phylogeny of Basidiomycetes. In: WELLS, K. & E.K. WELLS (Ed.): Basidium and Basidiocarp. Evolution, cytology, function and development. New York, 1982, S.9-35.

OBERWINKLER, F. & R. BANDONI: Carcinomycetaceae: a new family in the Heterobasidiomycetes. Nord.J.Bot. 2: 501-516, 1982.

OLIVE, L.S.: New or rare Heterobasidiomycetes from North Carolina, I. Journ.Elisha Mitchell Soc. 60: 17-26, 1944.

- : A new Dacrymyces-like parasite of Arundinaria. Mycologia 37: 543-552, 1945.

- ; New or rare Heterobasidiomycetes from North Carolina, II. Journ.Elisha Mitchell Soc. 62: 65-71, 1946a.

- : Some taxonomic notes on the Higher Fungi. Mycologia 38: 534-547, 1946b.

- : Notes on the Tremellales of Georgia. Mycologia 39:90-108, 1947.

- : Taxonomic notes on Louisiana Fungi, II. Tremellales. Mycologia 40: 586-604, 1948.

- : New or noteworthy species of Tremellales from the Southern Appalachians. Bull.Torrey Bot.Cl.

I: 78: 103-112, 1951.

II: 80: 33- 42, 1953.

III: 81: 329-339, 1954.

- : The lower Basidiomycetes of Tahiti. Bull.Torrey Bot.Cl. 85: 89-110, 1958.

PATOUILLARD, N.: Fabulae analyticae fungorum. Paris, 1883.

PECK, C.: Report of the Botanist. Ann.Reo.N.Y.State Mus. 30: 49, 1877.

PERSOON, Ch.H.: Observationes mycologicae, I. Lipsiae, 1796.

PILAT, A.: Hymenomycetes Carpatorum orientalum. Sb.Nar.Mus. Praze Vol. IIB, No.3: 37-80, 1940.

PRILLINGER, H.: Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei Basidiomyceten: Das Vorkommen von haploider Apomixis

und Amphithallie in der Natur. Z.Mykol. 48: 275-296, 1982.

RAITVIIR, A.: A new species of Dacrymyces. Eesti NSV Tead.Akad. Toim.-Biol.Ser. 11: 238-240, 1962.

- : Opredelitel geterobazidial nykh gribov (Heterobasidiomycetidae) SSSR. Leningrad, 1967.

REID, D.A.: Spring Fungi in Corsica. Rev.Mycol. 33: 341-368,1968.

- : A monograph of the British Dacrymycetales. Trans.Br. Mycol.Soc. 62: 433-494, 1974.

REYNOLDS, E.S.: The use of lead citrat at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J.Cell.Biol. 17: 208-212, 1963.

RICK, J.: Fungi gelatinosi et cartilaginosi Rio Grandenses. Broteria (Ser. Botanica) 21: 134-141, 1924.

- : Basidiomycetes eubasidii in Rio Grande do Sul-Brasilia. 1. Auriculariaceae, Sirobasidiaceae, Tremellaceae, Dacryomycetaceae. Iheringia (Botanica) 2: 1-56, 1958.

ROCKETT, T.R. & C.L. KRAMER: The biology of sporulation of selected Tremellalaes. Mycologia 66: 926-941, 1974.

RUNGE, A.: Pilzsukzession auf Laubholzstümpfen. Z.f.Pilzkunde 41: 31-38, 1975.

- :Pilzsukzession auf Kiefernstümpfen. Z.Mykol. 44: 295-301, 1978.

RUTHMANN, A.: Methoder der Zellforschung. Stuttgart, 1966.

SCHROETER, F.: Dacryomycetes. Krypt.-Fl.Schles. 3: 398-402,1888.

SCHWEINITZ, L.D.de: Synopsis Fungorum in America Boreali media degentium. Trans.Am.phil.Soc., Ser.II, 4: 141, 1832.

SPURR, A.R.: A low viscosity of expoxy resin embedding medium for electron microscopy. J.Ultrastr.Res. 26: 31-43, 1969.

THIELKE, Ch.: Die Dolipore der Basidiomyceten. Arch.Mikrobiol. 82: 31-37, 1972.

TORKELSEN, A.E.: Gelésopper. Oslo, Bergen, Tromsø, 1972.

TU C.C., KIMBROUGH J.W. & H.C.ALDRICH: Cytology and ultrastructure of Thanatephorus cucumeris and related taxa of the Rhizoctonia complex. Can.J.Bot. 55: 2419-2436, 1977.

TULASNE, M.L.-R.: Observationes sur l'organisation des Trémellinées. Ann.Sci.Nat., 3.Ser., Bot. 19: 193-231, 1853.

TURIAN, G.: Identification du lycopène dans le receptacle fructifère du gastéromycète Anthurus aseroiformis. Compt. Rend.Acad.Sci.Paris 241: 764-765, 1955.

WEBSTER, J.: Pilze. Eine Einführung. Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

WEHMEYER, E.W.: Contributions to a study of the Fungus Flora of nova Scotia, I. Pap.Mich.Acad.Sci. 20: 233-250, 1935.

WILLDENOW, W.: "Dacrymyces tortus". Romer Mag.Bot. 4: 18, 1788.

WOJEWODA, W.: Polish Dacrymycetales. I. Dacrymyces estonicus and D.ovisporus. Fragm.Flor.Geobot. 22: 395-400, 1976.

- : Polish Dacrymycetales, II. Calocera furcata. Fragm. Flor.Geobot. 23: 113-117, 1977.

YEN, H.C.: Contribution à l'étude de la sexualité et du mycélium des basidiomycètes saprophytes. Ann.Univ.Lyon, Ser.C, 6: 1-158, 1949.

LEBENSLAUF

Gabriele Marianne Göttel

geboren am 19.12.1954 in Kaiserslautern

Eltern: Heinrich Göttel und Hilda Göttel, geb. Sieber

1961-1965	Volksschule Rothselberg
1965-1966	Mittelpunktschule Wolfstein
1966-1974	Staatliches Gymnasium Kusel
21.5.1974	Abitur (mathematisch-naturwissenschaftlicher Zweig)
WS 1974/75	Immatrikulation an der Universität Tübingen in Biologie und Mathematik (Staatsexamen)
SS 1975	Studienfachwechsel: Biologie und Geographie (Staatsexamen)
November 1979	Fertigstellung der Wissenschaftlichen Arbeit mit dem Thema "Vegetationsanalytische Untersuchungen am Tuz Gölü (Türkei)", angefertigt unter der Anleitung von Prof. Dr. W.Frey am Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik
31.5.1980	Abschluß der Wissenschaftlichen Prüfung für das Lehramt an Gymnasien
1980-1983	Anfertigung der Dissertation mit dem Thema "Untersuchungen zur Systematik der Gattung Dacrymyces Nees per Fr. (Basidiomycetes)" unter der Anleitung von Prof. Dr. F.Oberwinkler am Institut für Biologie I, Lehrbereich Spezielle Botanik.

Meine akademischen Lehrer waren:

R.Agerer, K.D.Balke, H.K.Barth, F.W.Bentrup, H.Blume, W.Brücher, D.Bunke, K.Drumm, W.Frey, K.P.Hadeler, A.Hager, W.Jens, A.Karger, E.Kulzer, J.Loeschke, H.Meier. E.F.Möhres, J.Neugebauer, F.Oberwinkler, W.Rähle, W.Rundel, G.Schweizer, B.Schwemmle, A.Seilacher, H.Seiler, J.Strähle, H.Suhr, F.Westphal, S.Winkler.

Druck und Verarbeitung: copy shop, darmstadt, tel. 21353